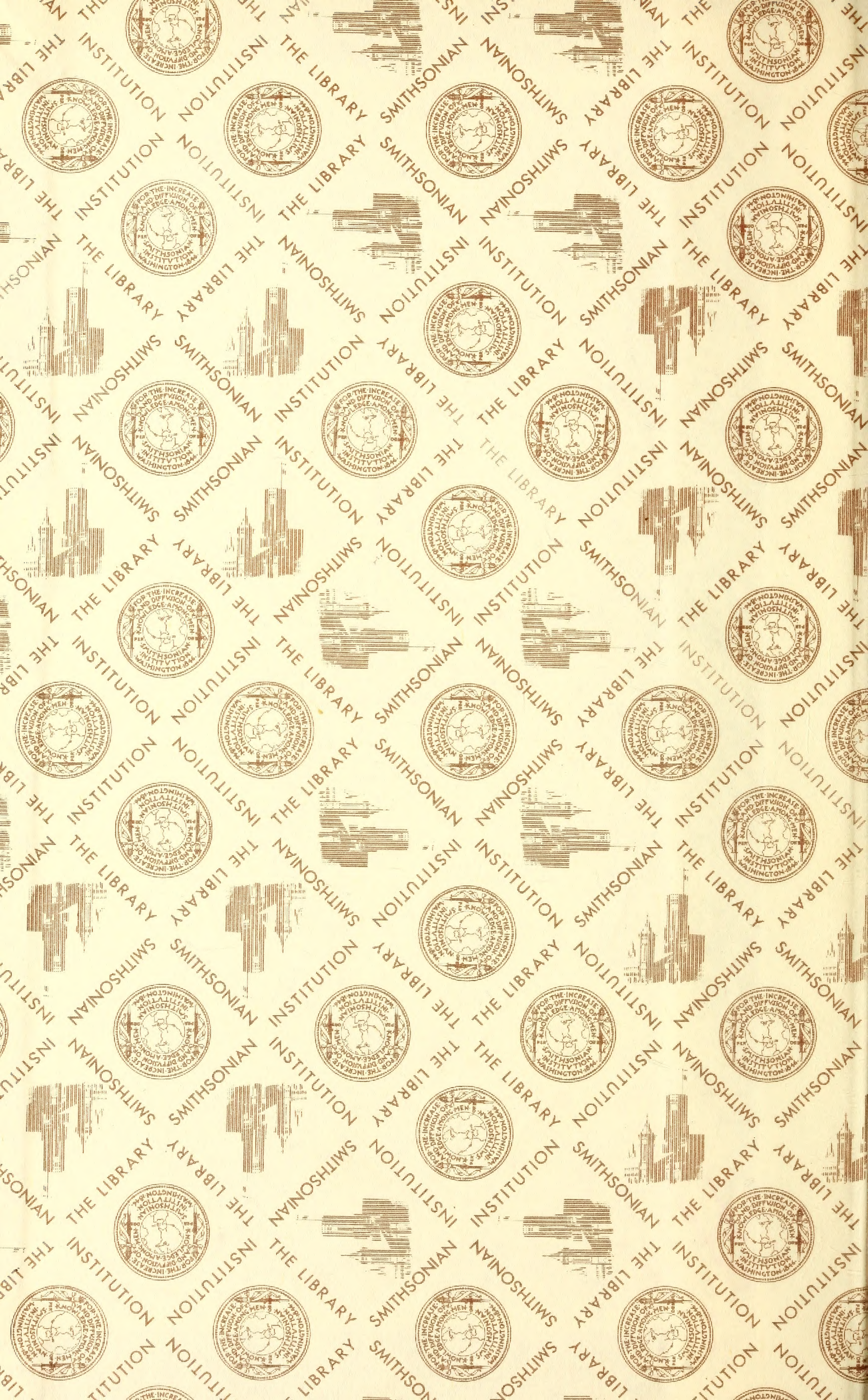
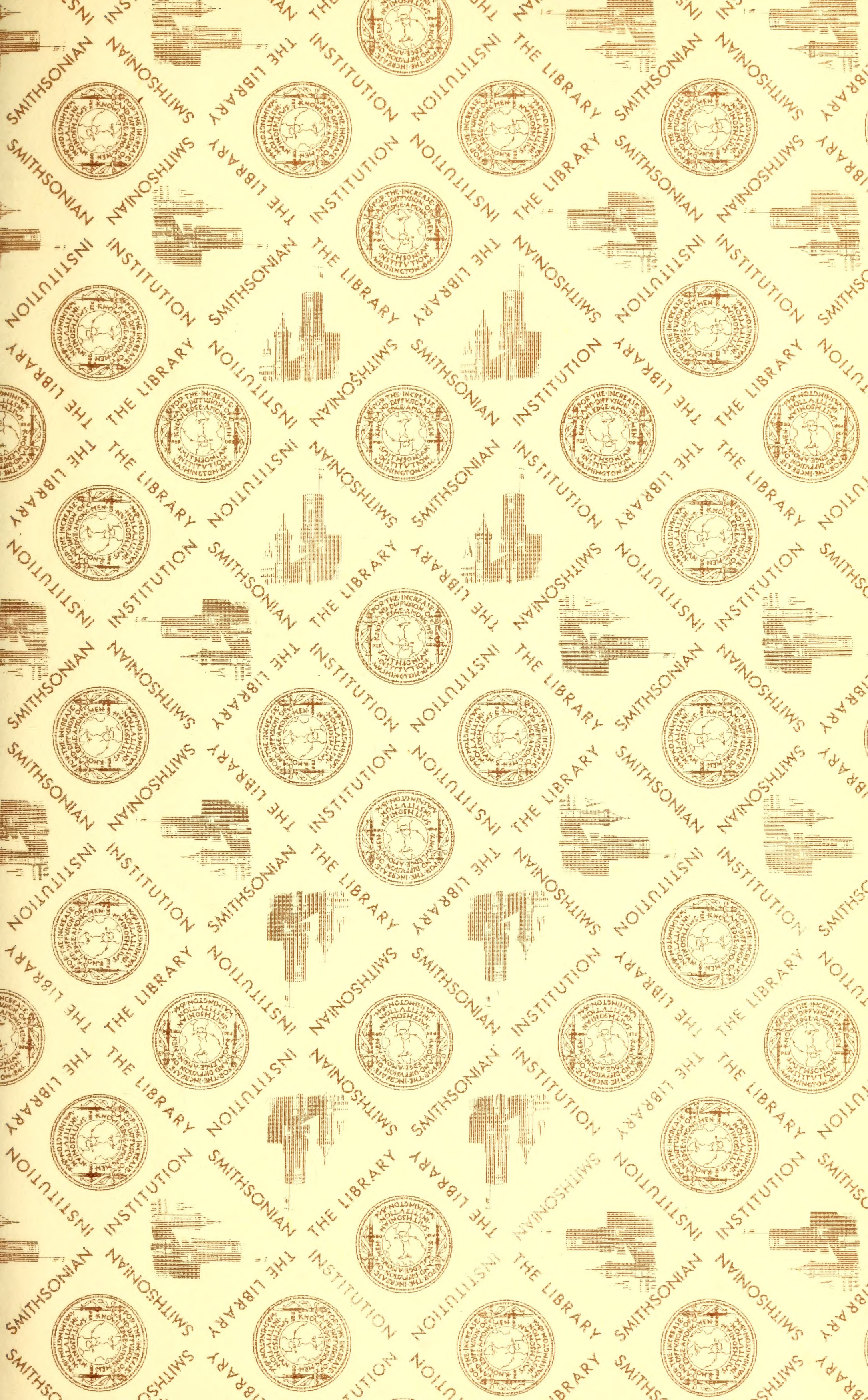



SMITHSONIAN INSTITUTION
THE LIBRARY
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON 1846

ACTES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE BORDEAUX

ACTES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE BORDEAUX

FONDÉE LE 25 JUIN 1818

et reconnue comme établissement d'utilité publique

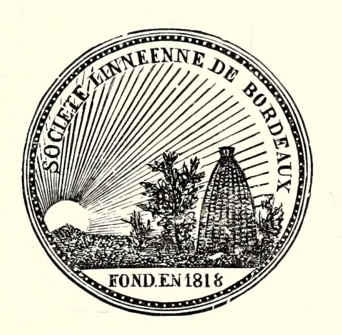
par Ordonnance Royale du 15 juin 1828

Hôtel des Sociétés savantes

RUE DU LOUP, 71

TOME XCV

1951 - 1952 - 1953 - 1954



BORDEAUX

IMPRIMERIE SAMMARCELLI FRÈRES

80 bis, COURS DE L'ARGONNE, 80 bis

ACTES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE BORDEAUX

FONDÉE LE 25 JUIN 1818

et reconnue comme établissement d'utilité publique

par Ordonnance Royale du 15 juin 1828

Hôtel des Sociétés savantes

Rue du Loup, 71

TOME XCV

1951-1952-1953-1954



BORDEAUX

IMPRIMERIE SAMMARCELLI FRÈRES

80 bis, COURS DE L'ARGONNE, 80 bis



LE PAYS DES LANDES DE GASCOGNE ET SES FORÊTS

Bref Historique, Introduction, et Plan d'Etude :

Vers la fin du règne de Louis XV, dans la deuxième partie du XVIIIe siècle, on pouvait discerner dans le pays des Landes de Gascogne, les aspects suivants qui caractérisaient alors cette vaste contrée :

Tout le long du littoral, s'étendait la chaîne des Dunes, désert de sables mobiles, dont les amples ondulations d'une blancheur éclatante, s'avançaient jusqu'aux lacs, aux étangs, et aux cours d'eau qui marquent la séparation des Dunes et des Landes.

Mais parmi ces Dunes blanches, des Dunes anciennes couvertes d'antiques forêts de pins et de chênes, se montraient ça et là. Par leur immuable verdure, ces anciennes forêts formaient un heureux contraste avec l'aridité des Dunes mobiles, et par leur stabilité, elles s'opposaient à la marche envahissante des sables.

A l'intérieur du pays, dans les Landes proprement dites, d'immenses espaces couverts de bruyères, s'étendaient à perte de vue, entrecoupés d'eaux stagnantes, de lagunes, et parfois de quelques dunes continentales isolées. Mais, aux confins de ces solitudes, le Pays de Buch, le Pays de Born, le Marensin, les vallées de l'Eyre, du Ciron, de la Midouze, montraient une séduisante alternance de culture et de forêts, et apparaissaient comme des campagnes fortunées.

Au cours du XIXe siècle, l'aspect du pays des Landes de Gascogne se modifie profondément. Des travaux de reboisement, uniques par leur grandeur et par leurs résultats, transfigurent en quelque sorte l'aspect de cette région.

Tout d'abord, les sables des Dunes mobiles sont fixés par des semis de pins; ces dunes deviennent stables, et elles se parent de verdure comme l'étaient déjà les dunes anciennes couvertes d'antiques forêts.

Plus tard, les Landes incultes de l'intérieur du pays sont drainées et assainies, et elles se couvrent à leur tour de vastes pignadas.

Nous voyons donc apparaître au cours du XIXe siècle, deux catégories nouvelles de forêts de pins, que nous appellerons :

1. - Forêts nouvelles des Dunes.
2. - Forêts nouvelles des Landes.

Ces forêts nouvelles, par leur extraordinaire extension, finissent peu à peu par rejoindre et par englober les anciennes forêts des Dunes, et les anciennes forêts des Landes, et l'ensemble de ces boisements, anciens et nouveaux, constitue dès lors, l'immense forêt landaise que nous voyons aujourd'hui.

Cette forêt landaise, qui semble au premier abord former un seul et unique massif boisé, est donc en réalité nettement différenciée, et elle est constituée par quatre natures de forêts bien distinctes.

Nous étudierons successivement chacune de ces catégories de forêts, dans l'ordre suivant :

1. - Forêts Anciennes des Dunes.
2. - Forêts Anciennes des Landes.
3. - Forêts Nouvelles des Dunes.
4. - Forêts Nouvelles des Landes.

Nous avons pensé, que l'étude de ces forêts, dans leurs rapports avec l'histoire locale, pourrait présenter quelque intérêt pour les habitants de la Région Landaise, qui sont si attachés à tout ce qui concerne La Terro Mayrana, « La Terre Ancestrale ».

C'est ce qui nous a incité à poursuivre le cours de nos recherches, à la fois historiques et forestières.

LE PAYS LANDAIS

Considérations Géographiques :

Le pays des Landes de Gascogne a été souvent décrit, et son aspect en quelque sorte classique est si bien connu, qu'il paraît inutile de revenir sur ce sujet particulier.

Nous nous bornerons donc à étudier le sol des Landes au point de vue agronomique, et dans la mesure où cette étude est nécessaire pour la suite de notre démonstration.

La contrée connue sous le nom général de Landes de Gascogne, comprend en réalité deux régions naturelles bien distinctes : la région des Dunes, et la région des Landes proprement dites

Ces deux régions, d'aspect très différent, sont nettement séparées par une ligne presque ininterrompue de lacs, d'étangs et de marais, et par les rivières ou les canaux qui mettent la plupart de ces masses d'eau en communication les unes avec les autres.

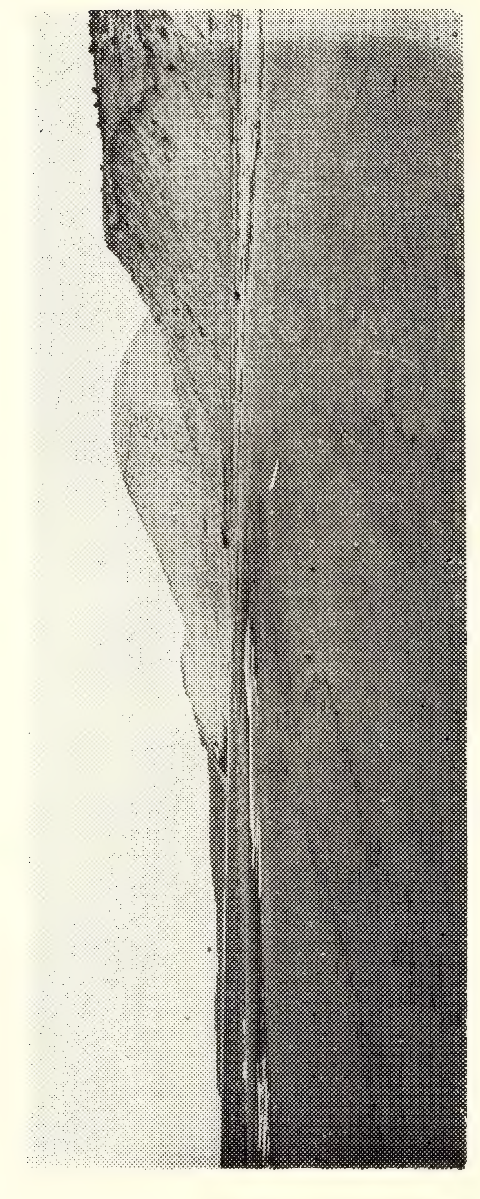
RÉGION DES DUNES

La région des Dunes s'étend le long du littoral, de l'estuaire de la Gironde à l'embouchure de l'Adour, sur une longueur de 230 kms environ, et sur une largeur de 4 à 8 kms.

On évalue la surface des Dunes à plus de cent mille hectares; mais cette superficie est sensiblement plus grande si on y comprend les Dunes qui se trouvent au-delà de la Gironde, le long des rivages de la Saintonge, et celles qui se trouvent au-delà de l'Adour, jusque près de Biarritz.

Les Dunes sont des collines de sable formées sous l'action des vents. Elles se présentent en général sous l'aspect de chaînes allongées parallèlement au rivage de l'Océan, séparées les unes des autres par des vallons ou des dépressions connues sous le nom de lettes, lèdes, ou plus exactement leuttes.

Les Dunes n'affectent pas ceepndant partout cette dispo-



(Fig. 1) Dune du Sabloney ou Dune du Pyla
(rive Sud Bassin d'Arcachon).
Hauteur moyenne : 100 à 104 mètres.

sition en chaînons; elles forment parfois des monticules isolés, disséminés çà et là irrégulièrement parmi les lettes.

Ces monticules sont connus dans les Landes sous le nom de Tucs. Dans la Gironde, on les désigne sous le nom de trucs (corruption sans doute du mot Tuc), et sous le nom de Piqueys.

Le relief des Dunes est très caractéristique; elles offrent une pente douce du côté des vents dominants qui ont présidé à leur formation, et un revers abrupt incliné suivant la pente naturelle d'éboulement du sable, du côté opposé à ces vents.

La hauteur des Dunes est variable; elle est en moyenne de 50 à 60 mètres; mais elle peut atteindre 80, 90 et exceptionnellement 100 mètres, ou s'abaisser à quelques mètres seulement.

Malgré ces altitudes relativement faibles, mais étant donné leur relief très accusé par rapport aux rivages et aux plaines qui les avoisinent, les Dunes présentent l'aspect d'une région parfois très agreste et très accidentée.

Le sol des Dunes est constitué par un sable quartzeux à peu près pur, blanc légèrement jaunâtre, à grains arrondis et très fins. A l'état sec, ce sable est doué d'une grande mobilité, et un vent même léger suffit pour déplacer ses éléments; par la tempête il est soulevé en véritable tourbillons, et autrefois, lorsque les Dunes n'étaient pas fixées, on le voyait s'élever au-dessus des Tucs qu'il semblait couronner d'un panache de blanche fumée.

Ce phénomène n'est plus visible de nos jours que sur la crête de la dune littorale, et sur la dune du Sabloney, près d'Arcachon, la seule dune mouvante qui existe encore à l'heure actuelle dans la région des Dunes de Gascogne.

A l'état humide, au contraire, ou lorsque sa surface est recouverte d'un manteau végétal protecteur, le sable des Dunes résiste à l'action des vents les plus violents.

Ce sable est essentiesllement perméable, mais par suite de sa finesse, il est en même temps très hygroscopique et doué d'un grand pouvoir absorbant. Les eaux de pluie s'y infiltrent avec une grande facilité, et si la surface du sol se dessèche très rapidement sous l'action du vent et du soleil, les Dunes n'en conservent pas moins dans leur masse, et à une faible profondeur, une constante fraîcheur. C'est ce pouvoir absorbant du sable qui explique pourquoi on ne rencontre dans les Dunes aucune eau courante, si faible qu'elle soit, et aussi pourquoi les sources y sont si rares qu'elles constituent de véritables curiosités.

Les rivières connues sous le nom de « courants », qui traversent la chaîne des Dunes sur plusieurs points, ne sont pas

des rivières des Dunes à proprement parler; elles constituent seulement les émissaires des lacs, des étangs et des rivières qui bordent le revers oriental de la chaîne des Dunes, et si elles reçoivent une certaine partie des eaux tombées à la surface de celles-ci, ce n'est qu'indirectement et par des infiltrations très profondes.

RÉGION DES LANDES PROPREMENT DITES

La région des Landes proprement dites, comprend le vaste espace triangulaire recouvert uniformément par la formation géologique connue sous le nom de sable des Landes, et qui s'étend sur la plus grande partie des départements des Landes et de la Gironde, et sur une partie du département du Lot-et-Garonne.

La superficie des Landes est évaluée à plus d'un million d'hectares. Les Landes s'appuient à l'Ouest sur la chaîne des Dunes, et elles s'étendent jusqu'aux vallées de la Gironde, de la Garonne et de l'Adour, pour se terminer insensiblement vers l'Est, dans les environs de Mézin et de Nérac. Suivant Jacquot et Raulin (« Statistique Géologique et Agronomique du Département des Landes », pages 435, 436) l'assise du sable des Landes déborde même au-delà de ces limites et dans diverses directions, sous forme d'îlots isolés.

On considère généralement les Landes comme un pays de plaine par excellence; en réalité cependant la surface du sol n'est pas absolument horizontale. Il existe dans toute l'étendue du pays, une pente générale dirigée vers l'Ouest, insensible à l'œil, de un millimètre par mètre en moyenne, mais, d'une régularité telle que le sol s'abaisse d'une façon continue de l'altitude relativement élevée de 140 à 175 mètres que les Landes atteignent dans la région de Nérac et de Mézin, jusqu'à une altitude de quelques mètres seulement qu'elles présentent au pied des Dunes.

Cette inclinaison générale du sol est même tellement marquée qu'elle se poursuit par delà les Dunes, jusque sous les flots de l'Océan.

Les Landes constituent en réalité, non pas une plaine, mais un plateau très faiblement et régulièrement incliné vers la mer et vers les vallées des fleuves qui lui servent de limites.

Ce plateau d'aspect uniforme au premier abord, présente cependant des accidents de terrain qui en rompent la monotonie.

On y rencontre notamment des cours d'eau, rivières, ou ruisseaux assez rares dans la plus grande partie des Landes, mais par contre, très nombreux dans d'autres parties du pays.

On remarque aussi à la surface de ce plateau, un assez grand nombre de Dunes généralement peu élevées. Ces Dunes, appelées par plusieurs auteurs : Dunes Continentales — par opposition aux Dunes beaucoup plus importantes du littoral — se présentent le plus souvent sous forme de monticules isolés, mais parfois elles forment de petites chaînes nettement caractérisées.

Ces Dunes appelées « Tucs » dans les Landes, « Poujaux » dans la Ginronde, sont connues dans le Lot-et-Garonne sous le nom de « Doucs ».

Le sol des Landes, comme celui des Dunes, est formé par du sable quartzeux. Ce sable est à peu près pur, plus ou moins blanc, translucide, mais à grains plus ou moins gros et plus ou moins arrondis, suivant les lieux.

Le sable des Landes comme celui des Dunes est très hygroscopique et il est doué d'un fort pouvoir absorbant.

L'épaisseur de ce sable n'est pas uniforme; elle est en relation avec le niveau des couches géologiques que le sable des Landes a recouvertes.

Cette épaisseur peut atteindre 80 mètres, pour se réduire à quelques décimètres seulement à la limite de la région des Landes, aux points d'affleurement des couches géologiques sous-jacentes.

Il existe sur la plus grande partie des Landes, mais non pas partout cependant, à une faible profondeur dans le sol, un banc solide d'une épaisseur de 0,40 à 0,60 environ, connu sous le nom d'Alios, ou plus généralement sous le nom de Lapa.

Ce banc est constitué par un grès formé par du sable agglutiné par un ciment organique, ou par un ciment à la fois organique et ferrugineux.

Ce grès est considéré par la plupart des auteurs comme tout à fait imperméable; mais en réalité, il est d'une imperméabilité relative, ainsi que l'a démontré expérimentalement le Docteur Pallas, de Sabres. Cette imperméabilité est suffisante cependant pour contribuer dans une large mesure à la stagnation des eaux pluviales à la surface du sol.

Cette stagnation des eaux pluviales, favorisée par la faible pente générale du terrain, et par les obstacles que la végétation spontanée des Landes oppose à leur écoulement, se trouve

encore aggravée sur certains points par l'existence de légères contre-pentes insensibles à l'œil, mais qui suffisaient pour déterminer la formation à la surface du plateau landais de nombreuses lagunes et de nombreux marais.

Sur de grandes étendues de terrain, la rareté et la faible importance des cours d'eau ne permettaient pas l'évacuation des eaux pluviales.

Ces eaux se maintenaient autrefois à la surface du sol durant une bonne partie de l'année, et elles ne disparaissaient que sous l'influence des premières chaleurs de l'été.

Ces conditions spéciales défavorables au point de vue de la salubrité du climat et de la mise en culture du sol, étaient celles qui régnaient sur la plus grande partie du pays landais, avant que le dessèchement général en ait été effectué.

Elles se manifestaient en particulier dans les parties des départements de la Gironde et des Landes connues sous le nom de Landes Girondines ou Landes de Bordeaux, Grande-Lande et Petites Landes.

Ces conditions s'opposaient à la culture du sol; mais elles avaient permis par contre à l'industrie pastorale de prendre un grand développement (Fig. 2, p. 8).

Les Landes étaient, en effet, couvertes partout d'une vigoureuse végétation, constituée par les plantes spontanées adaptées à ce milieu spécial, et ces vastes espaces se prêtaient admirablement au parcours des moutons et des chèvres.



(Fig. 2) Un aspect des grandes Landes rases d'autrefois :
Landes de Lugos (Gironde), juillet 1914.
Parc à Moutons et Oustalet, Cabane des Bergers

Mais ces landes incultes, livrées ainsi au pâturage, n'occupaient qu'une partie du pays Landais; et les conditions qui provoquaient l'insalubrité du climat et l'inculture du sol, ne régnaient pas partout.

Il existait d'autres contrées des Landes où le climat était au contraire très salubre, et où le sol naturellement assaini, se montrait partout couvert de grandes forêts de pins et de chênes, de cultures et de prairies.

Ces contrées étaient celles où se trouvent les nombreux ruisseaux qui drainaient et assainissaient le pays, et qui avaient sans doute contribué avec les lagunes et les marais, à faire donner à cette partie de la Gaule, le nom d'Aquitaine.

Ces ruisseaux étaient particulièrement nombreux dans la région comprise entre le Bassin d'Arcachon et l'Adour, c'est-à-dire dans le Pays de Buch, le Pays de Born, le Marensin et le Maremne.

C'est cette région qui constituait en réalité, pour la plus grande partie, le véritable pays landais, le pays réellement vivant, où se trouvaient les lieux habités, les terres de culture et les forêts.

Toute cette contrée, relativement très peuplée, était cependant fort mal connue, car elle se trouvait au dehors de l'itinéraire des principales routes ouvertes à travers le Pays Landais.

Les voyageurs qui, au temps jadis, ont parcouru les Landes de Gascogne, et qui nous ont laissé un récit plus ou moins circonstancié de leur voyage, semblent avoir ignoré pour la plupart, le Pays de Buch, le Pays de Born, et le Marensin.

Ces voyageurs ont généralement décrit les Landes d'une façon sommaire, et ils les dépeignent le plus souvent comme une contrée tout à fait particulière; imbue de légendes.

Telle est cependant la force de ces légendes, que leur influence se manifeste encore de nos jours, non seulement dans le grand public, mais aussi parmi un assez grand nombre des habitants eux-mêmes de la Région Landaise.

C'est ce qui explique pourquoi la véritable histoire des Landes de Gascogne est si peu connue, et pourquoi cette histoire, pour apparaître sous son vrai jour, devrait être dégagée de ce caractère légendaire, qui jusqu'à présent l'a obscurcie et en quelque sorte dénaturée.

FORÊTS ANCIENNES DES DUNES

Le voyageur qui parcourt la région des Dunes, ne tarde pas à observer que ces masses de sable, sous leur apparente uniformité, présentent des dissemblances très marquées, tant au point de vue de leur relief qu'au point de vue de la végétation qui les recouvre.

Alors que la plupart des dunes forment des chaînes régulièrement orientées dans la direction Nord-Sud, parallèlement au rivage de l'Océan, et offrent des pentes douces du côté de la mer et un revers abrupt du côté des terres; il en est d'autres, au contraire, qui se montrent nettement orientées dans le sens Est-Ouest, perpendiculairement au rivage, avec des pentes tournées vers le Nord et vers le Sud; ou bien parfois forment des amas chaotiques dans lesquels l'inclinaison des diverses pentes se manifeste d'une façon assez confuse.

De plus, alors que les dunes parallèles au rivage apparaissent couvertes de forêts de pins uniformes, au-dessous desquelles on voit seulement un tapis continu de mousses et de feuilles mortes, ou bien un sous-bois composé presque uniquement d'ajoncs, de genêts et de semis de pins, les autres dunes, au contraire, se montrent revêtues de forêts dont l'aspect est pittoresque et varié.

Le pin des Landes domine encore dans ces forêts, mais le peuplement n'est pas uniforme; et on y voit des sujets de tous les âges et de toutes les grandeurs; le pin ne représente pas non plus exclusivement la végétation forestière, et il s'associe à d'autres essences, et en particulier, à différentes espèces de chênes.

Enfin, le sol de ces forêts est couvert d'un sous-bois continu, et on y remarque des espèces arbustives et herbacées relativement très variées.

Ces deux catégories de dunes sont donc en réalité très nettement différenciées. Les dunes parallèles au rivage, auxquelles on a donné le nom de Dunes Modernes, comportent un boisement d'origine artificielle et récente; les autres dunes constituent ce qu'on appelle les Dunes Anciennes ou Primitives; et les antiques forêts qui les couvrent sont d'origine naturelles et spontanée.

Ces antiques forêts représentent ce qui subsiste encore des forêts beaucoup plus vastes qui, vraisemblablement, couvraient autrefois le littoral de l'Aquitaine.

On les rencontre ça et là le long de la lisière orientale des Dunes, et elles s'appuient généralement sur les lacs, les étangs, et les rivières qui séparent la région des Dunes et la région des Landes.

Ces anciennes forêts des Dunes sont connues dans le Pays Landais sous le nom de Lou Moun, le Mont, ou la Montagne, nom auquel on a donné la même signification que les Espagnols attribuent au terme : Montes, lequel signifie à la fois la montagne et la forêt.

Ce terme est très anciennement employé dans les Landes, et il est fait mention des montagnes des Dunes dans l'histoire locale depuis des temps fort reculés.

Nous avons déjà cité un acte du Xe siècle, par lequel Guillaume, Comte de Bordeaux, fait donation à l'Abbaye Ste Croix de Bordeaux, de la villa de Soulac, avec les « Montagnes », avec les bois de pins, etc... Le mot « Montagne » semble ici faire double emploi avec les mots « bois de pins », mais il est vraisemblable qu'il faut entendre ici par « Montagne », les bois situés sur les Dunes et, par bois de pins, les bois situés en dehors des Dunes, à l'intérieur du pays.

Au XVe siècle, nous trouvons des actes précis se rapportant à la plus connue des Montagnes, c'est-à-dire à la Montagne de La Teste-de-Buch. Le 12 Mars 1422, Gaston Ier, de Foix-Candale, septième Captal de Buch, reconnaît par titre les droits d'usage des habitants dans la forêt ou Montagne de La Teste. En 1458, une transaction intervient entre Jean de Foix-Candale, huitième Captal de Buch, et les usagers de la forêt de La Teste. En 1759, une transaction intervient encore entre M. de Ruat et les usagers de la forêt de La Teste (De Gabory, « Guide d'Arcachon », pages 11 à 16).

Dans son grand ouvrage, « Les Variétés Bordelaises », parues en 1785, l'Abbé Baurein mentionne, à plusieurs reprises, les anciennes forêts des Dunes dans les termes suivants :

> « On appelle montagne de La Teste, dit-il, au lieu de La Teste, et dans toute la contrée de Buch, une forêt d'arbres pins d'une grande étendue. » (Tome 3, page 351.)
>
> « A la vérité, la Montagne de La Teste et celle de Biscarrosse sont depuis longtemps couvertes de pins qui donnent un revenu considérable. » (Tome 1, page 214.) — « On recueille de la résine à Carcans, car, indépendamment des pins qui existent dans le quartier de Trouffas, il y en a considérablement sur les montagnes de sable placées au bord et au couchant de l'étang. » (Tome 1,

page 351.) — « Dans la paroisse de Lacanau, il existe des pins, non seulement dans la plaine, mais encore sur les dunes de sable qui sont placées entre la mer et l'étang. » (Tome 4, page 57.)

En 1810, Thore signale également la forêt ou montagne de La Teste : « Notre Observateur, dit-il, ne quittera pas ce lieu avant d'avoir parcouru une immense forêt plantée dans les Dunes qu'on appelle La Montagne, et qui fait partie des communes de La Teste, Gujan et Le Teich. » (« Promenade sur les Côtes du Golfe de Gascogne », page 19.)

M. P. Cuzacq (« Le Pin Maritime des Landes de Gascogne », page 11) fait observer que sur les cartes les plus anciennes de la région du Golfe de Gascogne, on remarque des forêts de pins le long du littoral, entre les étangs et la mer. Les arbres sont parfaitement dessinés dans la carte du Bordelais, du Pays de Médoc, de la Prévôté de Born, exécutée en 1617 par Jean Le Clerc, et dans l'atlas de Blaeu (1668). Sur une carte de 1640 de Jean Boisseau, on lit le long du littoral, près du port de Contis, les mots « bois ou croist la rosine ».

On voit dans la carte de Cassini et dans la carte de Guyenne par Belleyme, entre la mer et les étangs de Carcans et de Lacanau, de Cazeaux et de Biscarrosse, et en regard de La Teste, des pins dessinés avec ces mots « Forest de Pinadas, bois de la montagne, la Grande Montagne ».

Les forêts anciennes des Dunes sont également figurées sur les cartes modernes.

Mais toutes ces cartes, même les plus anciennes, ne représentent sans doute qu'une partie des forêts qui existaient autrefois le long du littoral. Certaines des antiques forêts des Dunes ont en effet disparu au cours des temps historiques.

L'Abbé Baurein (ouvrage déjà cité - Tome 1, page 93) rappelle l'existence d'une forêt appelée Le Mont, située dans la paroisse de St-Pierre-de-Lilhan, et qui a disparu en même temps que le territoire tout entier de la paroisse. Il donne encore de nombreux détails sur la forêt de la Régue, et sur la grande forêt de Lesparre, dont la forêt de la Régue paraît n'avoir formé qu'une partie, forêts qui ont disparu également depuis longtemps, soit dit-il, « qu'elles aient été englouties sous les flots, soit qu'elles aient été couvertes par les sables. » (Tome 1, page 95 à 106.)

Les anciennes forêts des Dunes semblent donc s'être maintenues seulement en partie jusqu'à nous. On peut cependant se faire une idée de l'importance qu'elles pouvaient avoir aux temps passés, car celles de ces forêts qui subsistent encore de nos jours sont relativement importantes, et elles occupent de vastes étendues.

Depuis assez longtemps déjà, ces anciennes forêts ont fait l'objet d'études détaillées.

Parmi les auteurs qui les ont étudiées plus spécialement, il convient de faire une place à part à M. Durègne (Membre correspondant de la Société Linnéenne de Bordeaux), qui leur a consacré plusieurs mémoires, en particulier à la Montagne ou forêt Usagère de La Teste, la plus curieuse et la plus belle sans doute de ces anciennes forêts.

M. Durègne émet cette opilnion : que les dunes couvertes d'antiques forêts, et qu'il appelle dunes primitives, par opposition aux autres dunes qu'il appelle dunes modernes, ne sont pas comme celles-ci des dunes de formation littorale; elles ressemblent aux dunes de l'intérieur du pays landais, et elles seraient comme celles-ci de formation continentale. Les Dunes primitives édifiées au début de l'ère quaternaire, auraient été formées à l'intérieur des terres alors que le rivage de l'Océan se trouvait bien plus éloigné vers l'Ouest que de nos jours.

D'après M. Harlé (Extrait du compte rendu sommaire des séances de la Société Géologique de France, séance du 19 Janvier 1912), les dunes primitives, couvertes de forêts de pins, si anciennes qu'il semble qu'elles aient toujours existé, résulteraient du remaniement de dunes antérieures datant d'une époque extrêmement éloignée.

Les auteurs qui ont étudié les dunes primitives s'accordent donc à reconnaître que les forêts qui recouvrent ces dunes sont d'une origine extrêmement ancienne; et qu'elles existaient bien avant l'origine des temps historiques.

A l'appui de cette opinion, M. Durègne invoque l'existence dans ces forêts d'une flore particulière et variée. Il fait remarquer le contraste qui existe entre la flore des forêts nouvelles des dunes âgées à peine d'un siècle en moyenne, et dans lesquelles on trouve seulement les quelques espèces végétales introduites artificiellement dans ces forêts lors de leur création, c'est-à-dire le pin des Landes, le genêt et l'ajonc, et la flore des antiques forêts, beaucoup plus riche et beaucoup plus complexe.

On sait, en effet, que les associations végétales qui caractérisent un milieu forestier déterminé, ne peuvent se constituer qu'à la suite de longues périodes de temps, qui se comptent par siècles, sinon par millénaires.

Parmi les espèces qui caractérisent la flore des forêts antiques des Dunes, M. Durègne cite ,

« Outre le pin maritime, toujours dominant, toutes les

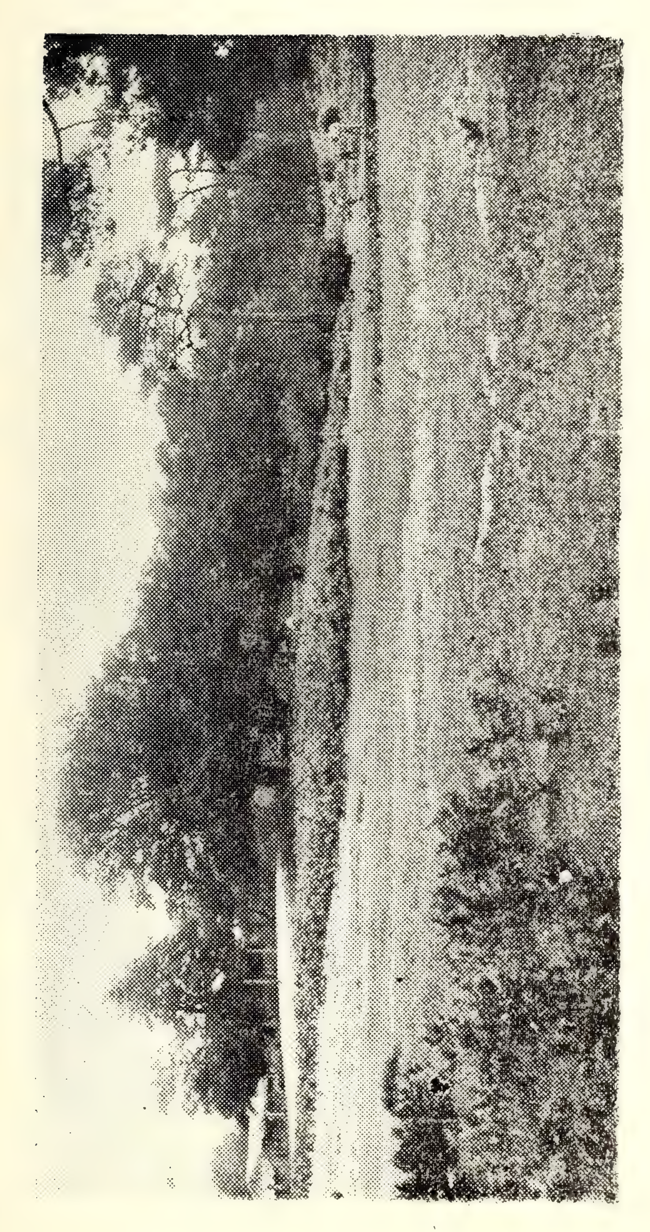
espèces de chênes, y compris le chêne-liège, puis des arbrisseaux tels que le houx, l'arbousier, l'épine noire, l'épine blanche, le poirier sauvage, le ciste à feuille de saule; la fougère, inconnue dans les semis, y tapisse absolument le sol, et ses frondes atteignent souvent trois mètres de longueur. »



(Fig. 3) Vue générale de la Forêt usagère de la Teste (juillet 1913).
Mules attelées à un « bros ».
Sur ce « bros », M. Darche, de la Teste de Buch, adjudicataire des travaux de l'Administration des Eaux et Forêts

Si nous examinons en détail cette flore des antiques forêts des Dunes, ainsi décrites par M. Durègne, nous verrons que cette flore n'est pas la même partout, et qu'elle varie sensiblement, selon les diverses forêts qui s'échelonnent le long de l'Atlantique.

Les différences de latitude, cependant peu considérables, qui existent entre le département des Landes et celui de la Gironde; les dissemblances très faibles aussi, qui peuvent exister dans la composition minéralogique des sables des dunes, se manifestent par des variations très caractérisées dans la composition de la flore de ces anciennes forêts.



(Fig. 4) Forêt usagère de la Teste - Clairière du petit Bougès.
Chênes pédonculés et Pin maritime en mélange.

Plusieurs espèces importantes de la flore des dunes primitives, telles que le pin des Landes, les fougères, l'arbousier, le ciste à feuille de saule, les épines noire et blanche, se rencontrent il est vrai dans toutes ces forêts; mais il en est d'autres, au contraire, qui sont nettement localisées dans tel ou tel massif.

Cette localisation est surtout remarquable en ce qui concerne les différentes espèces de chênes.

Le chêne-yeuse, ou chêne-vert, ne se trouve que dans les forêts ou montagnes du département de la Gironde, jusqu'aux environs d'Arcachon.

Le chêne-liège, par contre, se voit seulement dans les anciennes forêts, du sud du département des Landes; cette essence remonte le long du littoral jusqu'à la vieille dune située au nord du courant de Contis. Cette dune marque la limite extrême de l'aire naturelle du chêne-liège, car on ne le trouve plus au-delà, tout au moins à l'état spontané.

Le chêne tauzin paraît très rare dans les diverses montagnes des Landes et de la Gironde.

Le chêne pédonculé est abondant surtout dans les montagnes, ou forêts usagères de La Teste et de Biscarrosse.

Enfin, M. Ph. Guinier, Directeur Honoraire de l'Ecole Nationale des Eaux et Forêts de Nancy, dans son excellent ouvrage : « Qu'est-ce que le chêne ? », signale un fait curieux; sur les Dunes de l'embouchure de la Gironde, le chêne pubescent se mélange au chêne pédonculé.

Parmi ls plantes arbustives des Dunes antiques, on remarque la localisation de la bruyère blanche « *Erica Lusitanica* », dont les jolies fleurs blanches se montrent au milieu de l'hiver. Cette bruyère ne se trouve que dans les lettes humides de la forêt usagère de La Teste, et le long du courant de Ste-Eulalie, au pied des montagnes, dans les communes des Gastes et de Ste-Eulalie.

Le smilax aspera, plante grimpante très envahissante, semble localisé au sud de l'Adour, dans la vieille forêt de Blancpignon, près de Bayonne.

On pourrait sans doute trouver d'autres plantes arbustives ou herbacées spéciales à telle ou telle ancienne forêt des dunes; mais nous n'avons pas poussé plus loin l'étude de cette spécialisation.

L'antiquité des forêts qui couvrent les dunes primitives est donc incontestable, et les localisations de la flore dont nous venons de parler en sont en réalité une preuve nouvelle, car ces localisations n'ont pu être que l'œuvre des siècles.



(Fig. 5) Pin maritime âgé de plusieurs siècles,
légèrement déformé par le gemmage.
Lieu dit : Lou Gran Bougès (juin 1913).
Circonférence : 5m05 (mesure prise à 1m30 du sol).

Au pied de l'arbre,
on voit une famille de Résiniers, dits Bougès. L'un des Résiniers, hissé sur sa Tehanque, échelle à un seul montant, est prêt à se servir de son Haptchott.



(Fig. 6) Pin âgé de plusieurs siècles :
déformé par le gemmage :
De nombreuses « cares » ont été recouvertes par du tissu cicatriciel. Ce tissu cicatriciel s'est décollé sous l'influence du poids de la cime, et sous l'influence du vent.
Les ressorts formés par les lames de bois superposées au-dessus des cares, ont cédé, et l'arbre s'est affaissé dans la partie gemmée.
Lou Gran Bougès - Juin 1913.

Mais l'ancienneté des Montagnes des Dunes est encore attestée d'une façon indiscutable par des témoins irrécusables, qui sont les chênes et les pins plusieurs fois séculaires, et de dimensions parfois extraordinaires, qui existent dans ces forêts.

En particulier, les grands pins de la Montagne de La Teste, si bien décrite par M. Durègne, atteignent parfois des dimensions gigantesques pour l'espèce, et leur aspect majestueux est bien fait pour provoquer l'étonnement et l'admiration.

Au cours de nos randonnées à travers cette belle forêt si attrayante, nous avons mesuré et photographié un certain nombre de ces vieux pins.

La plupart atteignent 28 à 30 mètres de hauteur totale, quelques-uns arrivent à 31 mètres, et nous en avons mesuré un de 32 mètres de hauteur dans la lette, dite du Ledoun.

La grosseur de ces pins varie de 3 mètres à 5 mètres et plus de circonférence, mesure prise à 1 m. 30 du sol. Il en existe un, dans la lette du Grand-Bougès, extrêmement âgé et tombant de vétusté, qui mesure 5 m. 40 de circonférence; cet arbre est bifurqué à une certaine hauteur; une des tiges maîtresses ayant été brisée par la tempête, cette tige a fourni huit stères de bois de chauffage.

Les photographies ci-jointes permettront de se faire une idée de l'aspect pittoresque des forêts antiques des Dunes, et de juger du magnifique développement auquel peut atteindre le pin des Landes lorsqu'il se trouve dans son aire naturelle, et dans des conditions particulièrement favorables.

Dans le journal du voyage effectué en Octobre 1833, c'est-à-dire il y a plus d'un siècle, par MM. Mareschal, Boyer-Fonfrède et Harbage, représentants de la Société de colonisation des Landes de Bordeaux, nous relevons les citations suivantes, qui se rapportent aux anciennes forêts des Dunes :

> « De Navarosse, nous nous dirigeons sur le village de Biscarrosse, en passant par la forêt qui porte ce nom, au milieu de laquelle il est situé. Cette forêt présente partout des arbres d'une belle venue et d'une végétation très vigoureuse. Les pins y ont en moyenne 2 mètres 50 centimètres (7 pieds 9 pouces) de circonférence, et soixante-dix à quatre-vingts pieds de bille. Les chênes y sont aussi d'une grosseur remarquable.M. Mareschal en a fait mesurer un entre autres qui s'est trouvé avoir 5 mètres (16 pieds 5 pouces) de circonférence, et dont la maîtresse branche avait 3 mètres 30 centimètres (près de dix pieds) de tour.
>
> » Partis de Sanguinet par la route de Cazau, pour retourner à Gujan, nous allâmes chemin faisant, visiter

dans la forêt de La Teste, le lieu dit « Le Cournau ». Entre autres arbres d'énormes dimensions qu'on y trouve, M. Boyer-Fonfrède nous fit remarquer un chêne que la foudre a frappé il y a quelques années; sa grosseur excède tout ce que nous avions vu jusque-là, car mesuré à dix-huit pouces de terre, il se trouve avoir la proportion vraiment monstrueuse de 13 mètres de circonférence (40 pieds 1 pouce); à trois pieds de terre il avait encore 12 mètres (37 pieds) de tour. Différents pins donnèrent jusqu'à 5 mètres (15 pieds 5 pouces) de circonférence. »

Dans l'étude intitulée « Dunes primitives et forêts antiques de la Côte de Gascogne », M. Durègne nous a donné la nomenclature des anciennes forêts des Dunes.

« Parcourant la Côte du Nord au Sud, dit-il, nous rencontrons successivement deux groupes bien distincts correspondant à très peu de chose près aux départements de la Gironde et des Landes :

» **1er Groupe Girondin.** — La montagne de Lacanau, entre les étangs d'Hourtin et de Lacanau.

» La petite montagne d'Arcachon, occupant presque tout le territoire de la commune de même nom, et à peu près détruite aujourd'hui.

» La grande montagne de La Teste de Buch, ou Forêt Usagère, vaste trapèze de 4.000 hectares, limitée au Sud par le lac de Cazaux. Enfin, la Montagne de Biscarrosse, placée entre les étangs de Cazaux et de Parentis.

» La petite montagne d'Arcachon est reliée à la Grande Montagne de La Teste par les bois des Abatilles, de Moullo de Laurey et de la Montagnette; de même la Montagne de Biscarrosse est-elle reliée au groupe septentrional par la petite pièce de La Truque, sur la rive occidentale du Lac de Cazaux.

» **2e Groupe Landais.** — Quelques anciennes dunes bordent la rive gauche du courant de Ste-Eulalie, émissaire du lac de Parentis, quelques autres avoisinent le village de Bias; on ne trouve le premier massif important que beaucoup plus au Sud, à 45 kilomètres de la Montagne de Biscarrosse; c'est la Montagne de Saint-Girons en Marensin, qui occupe une longue bande au nord de l'étang de Léon.

» Enfin, toutes les dunes situées au sud du déversoir de cette nappe d'eau, sont, à l'exception d'une très étroite bande littorale, recouvertes de forêts de pins et de liège qui, de temps immémorial, ont constitué une des principales richesses du Marensin et du Maremne.

» Ce massif, le plus important de tous, est situé sur le territoire des communes de Léon, Moliets, Messanges, Azur, le Vieux-Boucau, Soustons, Seignosse, Soorts, Capbreton et Labenne. Il cesse brusquement sur les bords de l'étang d'Orx et au pied des collines d'Ondres. »

La nomenclature, donnée ainsi par M. Durègne, est appuyée par une carte qui fait voir, avec beaucoup de netteté, l'emplacement occupé par les forêts antiques des Dunes.

Nous ajouterons toutefois à cette nomenclature quelques petits massifs qui ne sont pas mentionnés par M. Durègne : entre autres, la vieille forêt de Blancpignon, située près de Bayonne, sur la rive gauche de l'Adour; un autre petit massif qui se trouve sur la rive gauche du courant de Contis, et quelques bouquets isolés signalés par M. Harlé, dans la région de Soulac et du Verdon.

Nous avons reporté sur la carte au trois cent vingt millième, les forêts antiques des Dunes, telles qu'elles ont été figurées sur la carte de M. Durègne, et nous y avons ajouté les petits massifs dont nous venons de parler.

On remarque sur la carte de M. Durègne, une forêt ancienne qui se trouve sur la rive gauche du courant de Ste-Eulalie. Cette forêt serait donc située en dehors et quelque peu à l'Est de la région des Dunes, telle que nous l'avons définie.

On peut cependant l'englober parmi les forêts anciennes des Dunes, car elle en présente tous les caractères.

M. Durègne a figuré sur sa carte un certain nombre de dunes qui se trouvent dans l'intérieur du Pays Landais. Ces dunes boisées, qui ont été appelées « dunes continentales », sont trop nettement séparées de la région du littoral pour que nous ayons pu les compter au nombre des forêts anciennes des Dunes.

Nous avons donné aux forêts antiques des Dunes figurées sur notre carte, une teinte rose foncé, semblable à la teinte employée par M. Durègne.

En utilisant les données de la carte, telle que nous l'avons établie, nous avons pu enfin déterminer la surface occupée par l'ensemble des forêts anciennes des Dunes, et nous avons trouvé que la superficie totale de ces forêts s'élevait au chiffre relativement considérable de 21.000 ha (vingt et un mille hectares) environ.

FORÊTS ANCIENNES DES LANDES

Nous avons montré qu'il existait de nombreuses forêts anciennes dans la région des Dunes; il en existe également dans l'intérieur du pays landais, c'est-à-dire dans la région des landes proprement dites.

Ces anciennes forêts des Landes sont même beaucoup plus importante que les anciennes forêts des Dunes, bien qu'elles soient en général moins connues. Si les antiques forêts des Dunes ou Montagnes, ont fait l'objet, en effet, d'études nombreuses et détaillées, c'est à peine au contraire si quelques auteurs ont mentionné les anciennes forêts des Landes, sans entrer d'ailleurs à leur sujet dans des détails circonstanciés. Il existe cependant un assez grand nombre de documents qui se rapportent aux anciennes forêts des Landes.

Pline, St Paulin, font mention des Saltus Vasconiæ, terme sous lequel on peut englobler sans doute ces forêts anciennes, puisque d'après Varron, les Saltus sont des terrains que leur propriétaire ne peut cultiver, à cause des arbres et autres empêchements de même nature dont ils sont encombrés.

Mais ce n'est toutefois qu'à une époque relativement récente qu'il est possible de distinguer, parmi les textes qui se rapportent aux antiques forêts de Pin des Landes, les deux catégories de forêts anciennes dont nous voulons parler.

On trouve à ce sujet des détails nombreux et précis dans « Les Variétés Bordelaises », le magistral ouvrage de l'Abbé Baurein, que nous avons eu déjà l'occasion de citer. Les « Variétés Bordelaises », parues en 1784 et en 1786, nous font connaître l'état des paroisses du Diocèse de Bordeaux, à la fin de l'Ancien Régime.

On trouve dans cet ouvrage un grand nombre de renseignements concernant les forêts de pins qui existaient alors, soit dans les Dunes, soit dans les Landes de l'intérieur du pays.

Malheureusement, les « Variétés Bordelaises » n'embrassent que la partie du pays des Landes de Gascogne qui correspond sensiblement au département actuel de la Gironde; c'est-à-dire justement la partie des Landes dans laquelle les forêts anciennes étaient le moins nombreuses et le moins étendues.

Nous reproduisons ci-après les extraits des « Variétés Bordelaises » les plus caractéristiques, concernant les anciennes forêts des Landes :

« Il existe dans le village de Troussas, paroisse de Saint-Martin-de-Carcans, un pignada d'une étendue considérable. » (Tome 1 - page 350.)

« Il existe dans la paroisse de Saint-Michel-de-Riufreyt, quantité de bois, taillis et de pignadas. » (Tome 3 - page 83.)

« La paroisse de Villagrains est cultivée comme le restant des Landes, c'est-à-dire qu'il y a des pignadas ou forêts de pins, des bois taillis, qu'il y croît des seigles et des millets. » (Tome 3 - page 107.)

« Les productions de la paroisse de Hostens, sont uniquement des seigles et des millets, et quelque peu de résine. » (Tome 3 - page 142.)

« Il existe trois fours à goudron dans la paroisse de Béliet; on est fondé à conclure qu'il doit y avoir une certaine quantité de pignadas dans cette paroisse. » (Tome 3 - page 204.)

« La contrée de Villandraut n'est à proprement parler qu'un pays de Landes, où il ne croît que des seigles et des millets. Les pignadas d'ailleurs, ou forêts de pins, y réussissent assez bien. » (Tome 3 - page 248.)

« Les pignadas croîssent merveilleusement à La Brède, comme dans tous les terrains sablonneux voisins de la mer, mais il reste encore de grandes parties en landes vers Martillac et Saucats. » (Tome 3 - page 12.)

« On cultive à Saint-Léger des pins qui produisent de la résine; la culture de la terre et l'exploitation des pins sont les principales occupations des habitants. » (Tome 3 - page 264.)

« Le bois croît comme de lui-même et sans culture dans la paroisse de Saint-Symphorien. Quoiqu'il ait existé de tout temps une quantité considérable de pins, ce n'est néanmoins que depuis très peu d'années qu'un particulier y a fait construire un four pour faire de l'huile de térébenthine. Sans doute qu'on avait quelqu'autre moyen pour extraire cette huile. Il n'est guère vraisemblable qu'on ait négligé dans cette paroisse cette production des pins dont il y a une si grande quantité, ou peut-être les y emploie-t-on à tout autre ouvrage. » (Tome 3 - page 267 à 269.)

« Il existe dans la paroisse de Saint-Martin-de-Balizac, quantité de pignadas ou forêts de pins. » (Tome 3 - page 271.)

« Ceux de la contrée de Buch qui sont placés dans l'intérieur des terres, entre autres ceux des paroisses de Salles et de Mios, ne sont connus dans Bordeaux que sous la dénomi-

nation générale de « gens des Landes ». Ceux-ci y voiturent des résines et autres productions des arbres pins qu'ils cultivent. Cette culture est même la plus générale dans la contrée de Buch, ainsi que dans le restant des Landes. » (Tome 3 - pages 294, 295.)

« Une grande partie des habitants de Salles s'appliquent à la culture des pins et au labourage des terres qui forment une de leurs principales occupations. Il y a vingt-cinq fours à résine. » (Tome 3 - page 370.)

Les habitants de Lacanau préfèrent à toute profession, celle de résinier; il y existe des pins, non seulement dans la plaine, mais encore sur les dunes de sable, qui sont placées entre la mer et l'étang. » (Tome 4 - page 57.)

« Les habitants du Porge s'occupent à la pêche, à l'exploitation des pins et au labourage; on recueille dans cette paroisse des seigles, des millets et de la résine. » (Tome 4 - pages 63, 65.)

« On trouve des anciens titres, entre autres un de l'année 1423, dans lequel cette paroisse « Ste-Hélène-de-la-Lande », est appelée Ste-Hélène-de-Saltu », c'est-à-dire du bois ou forêt, car c'est ce que signifie, comme on sait, le mot latin Saltus. » (Tome 4 - page 75.)

Tous ces extraits des « Variétés Bordelaises », que nous venons de citer, montrent qu'il existait très anciennement de nombreux pignadas dans les Landes de la Gironde, et que ces pignadas étaient en réalité fort importants.

On doit cependant les considérer comme relativement peu étendus, si on les compare aux autres forêts anciennes qui existaient dans la partie du pays landais qui a formé depuis le département des Landes, forêts qui se trouvent en particulier dans la région comprise entre le Bassin d'Arcachon, Dax et Bayonne, c'est-à-dire dans le pays de Buch, le pays de Born, le Marensin et le pays de Maremne.

En 1810, Thore mentionne ces forêts dans les termes suivants, qui permettent d'en apprécier toute l'importance :

« On entend par pignadas, dit-il, cette série de forêts de pins que l'on rencontre de Bayonne à La Teste-de-Buch, sur une largeur d'environ 24 à 60 kilomètres (4 à 10 lieues). Les matières qu'ils fournissent consistent en résine jaune, poix grasse, brai sec, térébenthine, essence de térébenthine et gou-

dron. Ces matières forment la principale, pour ne pas dire l'unique richesse de cette lisière. » (Promenade sur les côtes du golfe de Gascogne - page 158).

On voit d'après cette simple énonciation que Thore comprend dans ces pignadas, à la fois les anciennes forêts des Dunes, situées à l'Ouest de la ligne des lacs et des étangs du littoral, et les anciennes forêts des Landes, situées à l'Est de cette ligne, qui marque, ainsi que nous l'avons expliqué, la séparation entre la région des Dunes et la région des landes proprement dites.

On s'explique ainsi, étant donnée cette grande quantité de pignadas qui existaient autrefois dans les Landes, comment le grand incendie qui, en 1757, sous le règne de Louis XV, ravagea le Marensin et le pays de Born, ait pu parcourir une étendue véritablement extraordinaire de forêts de pins, superficie qui est évaluée par Tartière, Archiviste des Landes, à cinquante mille hectares.

En 1836, dans « L'Ami des Champs », Hector Serres, l'un des fondateurs de la Société de Borda, à Dax, s'exprime ainsi au sujet des anciennes forêts de pins des Landes :

« Parmi les neuf ou dix espèces de pins, dont la nature paraît avair doté la France, la plus intéressante à nos yeux est le pin maritime, arbre qui couvre de ses immenses forêts, une partie des terres comprises entre Bayonne et Bordeaux. »

Et il ajoute un peu ironiquement :

« Les Landes étaient dès lors méconnues; cet arbre, dis-je, est devenu une source de prospérité pour une contrée pauvre en apparence et qui excite la compassion de tous les étrangers qui daignent penser qu'il y a dans un coin de la Guyenne, un vaste désert auquel on a donné le nom de département des Landes. »

Les anciennes forêts des Dunes sont connues sous un nom particulier, celui de Montagnes. Les anciennes forêts des Landes sont de même désignées dans le pays landais, sous un nom qui leur est propre. On leur donne communément le nom de « Ségues ».

Ce terme de Ségue est à la vérité fort peu connu en dehors du pays landais, et à notre connaissance, Félix Arnaudin, l'auteur des charmants « Contes de la Grande Lande », et l'auteur du magnifique « Recueil des Chants Populaires de la

Grande Lande et des Régions voisines », ansi que M. Elie Menaut, le Félibre si érudit et si attachant du Pays de Born et de la Grande-Lande, sont les seuls qui en ont fait usage dans leurs écrits.

Le mot « Ségue » est cependant couramment employé dans le pays de Born, dans le pays de Buch, et aussi dans d'autres contrées des départements des Landes et de la Gironde.

Si on recherche quelle est l'origine de ce terme Ségue, on peut se trouver dans une grande perplexité :

M. René Cuzacq, professeur agrégé au Lycée de Bayonne, l'auteur de tant d'excellentes études relatives au Pays Landais, nous donne l'explication suivante :

« L'origine n'a rien à voir avec le mot « Ségue », qui signifie ronce, ou avec l'usage de la Ségade. »

Pour moi, c'est nettement une suite, une série, une séquence d'arbres, un rideau d'arbres à la file.

Latin, Sequetia, verbe Séquor, suivre, participe présent Sequentem.

D'après Lespy : Carbat-la-Ségué signifie à travers l'enfilade, la suite des champs et des pins.

Simïn Palay, Mayoral du Félibrige, dans son excellent Dictionnaire du Béarnais et du Gascon Modernes, véritable monument de la Langue Gasconne, donne les définitions suivantes :

1. Ségue : rangée de personnes, de soldats, haie, queue leu leu.
2. Ségue : Grande-Lande, Plantation de pins, bois de pins en exploitation.

En ce qui nous concerne, nous serions tenté de faire dériver le terme « sègue » du mot latin « sylva ».

Si on rapproche en effet, un certain nombre de noms de lieux qui existent dans les Landes, dans la Gironde, et dans les contrées voisines, tels que : Ségue, La Sègue, La Séguédey, La Saye, Séoube, Séouze, La Séoube, La Sauve; on constate que tous ces noms sont similaires, et qu'ils dérivent vraisemblablement les uns des autres, car tous ces noms s'appliquent à des lieux dans lesquels existaient d'anciennes forêts.

Si on considère d'un autre côté que les mots La Séoube et la Sauve, de l'avis unanime des linguistes, dérivent du mot latin Sylva, on peut, croyons-nous, avancer que le mot Sègue lui-même dérive aussi du mot latin Sylva, qui signifie forêt.

S'il en est ainsi, on peut raisonnablement en conclure que les anciennes farêts connues sous le nom de Sègues, sont très anciennes et qu'elles existaient déjà lors de l'occupation

de l'Aquitaine par les Romains. On peut en conclure également que ces forêts devaient avoir alors une grande importance, puisque les habitants du pays avaient éprouvé le besoin de les désigner à l'aide d'un vocable particulier.

Mais on est amené aussi à penser que si ces forêts pouvaient être d'une grande étendue au temps des Romains, elles n'occupaient cependant pas la surface toute entière du pays.

On n'emploie en effet dans les Landes le mot Sègue que pour désigner la partie anciennement boisée du territoire; on désigne le reste du pays, et même les pignadas de création récente, sous le nom de « Lanne », qui signifie Lande.

Ces deux termes, sont tous deux d'une origine très ancienne, et ils correspondent par suite nécessairement, à deux états du pays landais également très anciens.

On ne peut donc admettre, ainsi qu'on l'a parfois avancé, que les Landes étaient autrefois boisées en entier; et on ne peut non plus admettre cette hypothèse suivant laquelle une grande partie du pays serait devenue un désert inculte et insalubre, parce que les anciennes forêts auraient disparu. Il y a eu de tout temps dans les Landes, à la fois des landes et des forêts, et la vieille expression landaise « per ségue et per lanne », analogue à l'expression française « par mont et par vaux », très usitée dans le discours par les paysans du pays de Born notamment, et qui sert à mettre en opposition, ou à réunir, les deux caractères principaux du pays landais, exprime ce fait très nettement.

Mais pour quelle raison existait-il des forêts dans certaines parties des Landes, et pourquoi d'autres régions étaient-elles restées à l'état de Landes incultes ou de marais ?

Si on examine une carte ancienne des Landes, sur laquelle sont figurées les anciennes forêts, par exemple la carte qui est annexée au Mémoire sur l'amélioration des bêtes à laine des Landes, par de Poyferé de Cère, Mémoire paru en 1805, il est facile de répondre à cette question.

On est frappé immédiatement, à la vue de cette carte, par le fait que les forêts, ainsi que les cultures et les lieux habités, se trouvent localisés le long des cours d'eau qui sillonnent les Landes, et aussi par le fait que ces cultures et ces forêts s'arrêtent nettement en des points bien déterminés, au-delà desquels les landes reparaissent.

On trouve l'explication de ces faits en parcourant les Sègues elles-mêmes.

On voit tout de suite que les Sègues présentent en toute saison, même en hiver, un sol parfaitement assaini, et cela bien qu'elles soient dépourvues de canaux d'écoulement ou de drainage; tandis que tout à côté les landes sont régulièrement inondées en hiver et au printemps.

L'assainissement des Sègues, que l'on constate ainsi au premier coup d'œil, est donc un assainissement naturel; et on voit que cet assainissement est provoqué par les cours d'eau sur les rives desquels les Sègues se sont établies.

LES COURS D'EAU LANDAIS

Les cours d'eau landais sont en général caractérisés par la faible largeur et par la profondeur relative de leurs vallées. Beaucoup de ces cours d'eau ont creusé dans le plateau landais de véritables ravins, parfois très encaissés et très profonds. En raison de cette disposition, ces cours d'eau constituent en réalité de puissants fossés de drainage à ciel ouvert, et l'effet de ce drainage se fait sentir d'autant plus loin que les vallées de ces cours d'eau sont plus profondes, et que leurs affluents sont eux-mêmes plus encaissés et plus profonds.

C'est ainsi que dans le pays de Born et dans le Marensin, où les ruisseaux sont particulièrement nombreux, le plateau landais est si bien entaillé par ces cours d'eau, que le sol se montre presque partout légèrement vallonné, et que ce sol étant ainsi naturellement assaini, la contrée presque toute entière apparaît couverte de cultures et de forêts. Dans la Grande-Lande, au contraire, où les cours d'eau sont rares, les cultures et les forêts, localisées le long de ces cours d'eau, sont rares également.

Cet effet de drainage des cours d'eau landais s'explique très bien si on examine la nature des eaux de ces cours d'eau. Alors que les canaux artificiels de dessèchement établis sur la lande reçoivent d'une façon temporaire des eaux colorées et comme rouillées par l'oxyde de fer et par les matières organiques qu'elles tiennent en suspension (et cela parce qu'elles proviennent seulement de la partie la plus superficielle du sol); on voit, au contraire, les rivières et les ruisseaux de la région des Sègues rouler d'une façon permanente, sur un lit de sable blanc, des eaux d'une grande limpidité et d'une constante fraîcheur.

Ces eaux sont claires et fraîches parce qu'elles proviennent des profondeurs du sol, et parce qu'elles ont été filtrées

par leur passage à travers d'épaisses couches de sable. On constate en effet que les rivières et les ruisseaux des Sègues sont alimentés par de nombreuses sources de fond, et c'est ce qui explique la régularité et la constance de leur débit (Fig. 7).

Les infiltrations qui se manifestent au fond des vallées de ces cours d'eau sont même parfois si généralisées et si importantes qu'elles déterminent la formation, au fond de ces vallées, de marais d'une nature particulière; marais qui sont généralement couverts d'une abondante végétation, parmi laquelle on remarque un arbuste à secrétion résineuse, très odoriférant, le Myrica Galé, connu sous le nom Esmercq, dans les Landes.

L'influence du drainage des cours d'eau des Sègues ne se fait sentir que jusqu'à une certaine distance des berges, et jusqu'à une limite qui est en général très bien marquée; on voit en effet les Sègues s'arrêter brusquement au point précis où le sol cesse d'être assaini, et immédiatement les landes se montrent à nouveau.

Des noms de lieux tels que : Capdepin, Capdeboscq, Cap-de-Sègue, qui signifient commencement des pins, commencement des bois, commencement des Sègues, qui se rencontrent en de nombreux points dans les Landes, et qui sont en opposition avec le mot Caplanne, qui signifie commencement des Landes, sont à cet égard très caractéristiques.

L'importance des divers cours d'eau landais est assez variable. Certains sont de véritables rivières navigables ou flottables, telles que l'Eyre (La Leyre), le Ciron, la Douze, la Midouze; d'autres sont de gros ruisseaux au débit régulier et abondant; d'autres enfin coulent faiblement et parfois même seulement d'une façon temporaire.

Ces divers cours d'eau ont reçu des noms différents suivant les diverses régions du pays landais.

Dans la Grande-Lande, dans le pays de Born, dans le Marensin, les grands cours d'eau sont désignés sous le nom d'Arribeyres, et les cours d'eau moins importants sous le nom d'Arryous (Fig. 8).

A l'ouest de Bordeaux, les rivières et les ruisseaux ont reçu le nom de Jalles; enfin, on appelle Esteys un certain nombre de ruisseaux d'origine landaise, affluents directs de la rive gauche de la Garonne, en amont de Bordeaux, et affluents aussi de la Gironde, dans le Médoc.

En dehors des rivières et des ruisseaux proprement dits, il existe encore dans les Landes, un certain nombre de cours d'eau d'une nature particulière, et dont il convient de parler avec quelques détails.

Ces cours d'eau, qui ne sont à proprement parler que de grands fossés naturels, aux berges abruptes, qui creusent ça et là brusquement le sol du plateau landais, sont connus dans les Landes sous le nom de « Crastes », et dans certaines parties de la Gironde, sous le nom de « Berles » (Fig. 9).

Les Crastes et les Berles ne coulent en général que temporairement, et elles sont à sec une partie de l'année; mais parfois cependant, elles coulent constamment et leur débit est assez régulier.

Certaines de ces Crastes présentent une particularité tout à fait curieuse. Le lit de ces cours d'eau, sur certains points, semble formé au premier abord comme le lit des ruisseaux ordinaires, par un fond solide de sable; mais en réalité ce n'est là qu'une apparence. Si on enfonce une perche dans le sable de ces Crastes, on n'éprouve qu'une faible résistance, et la perche pénètre avec facilité à une grande profondeur.

On dit, dans le Pays, que ces Crastes n'ont pas de fond.

Ce fait semble pouvoir s'expliquer de la façon suivante :

Le Plateau Landais, notamment dans la région de : Luglon, Sabres, Solférino, Labouheyre, Liposthey, joue en réalité, par rapport à la zone dans laquelle se trouvent les Crastes, le rôle d'un immense Château d'Eau.

Les eaux de pluie, tombées à la surface de ce plateau, après leur infiltration et leur circulation dans les profondeurs du sol, arrivent à leur point d'émergence, dans le lit des Crastes, avec une forte pression ascendante, parce qu'elles proviennent des régions lointaines de la lande, dont l'altitude est beaucoup plus élevée que l'altitude du lit des Crastes elles-mêmes.

Sous l'effet de cette pression, ces eaux se frayent une issue à travers les couches de sable du fond de la Craste, et elles entraînent avec elles dans leur mouvement ascendant une certaine quantité de sable. A un moment donné, la force ascensionnelle de ces eaux est contrebalancée par le poids de l'eau qui coule normalement dans le lit de la Craste elle-même. Ces deux pressions s'équilibrent à un niveau déterminé, et le sable tenu en suspension dans l'eau ascendante, s'étale à ce niveau et se tient en équilibre, en couches plus ou moins épaisses, d'apparence solide, mais en réalité dénuées de cohésion.



(Fig. 7) Rivière des Landes, navigable et flottable.
Le Ciron à Villandraut (Gironde).
Barrage avec Passelis, pour le flottage des trains de bois.



(Fig. 8) Ancien moulin sur un Arryou des Landes :
Moulin de Yosse - Commune de Saint-Paul-en-Born (Landes)
appartenant à la famille Menaut, de Saint-Paul-en-Born.

On pourrait, croyons-nous, trouver dans ce fait, une explication plausible de la formation des Crastes elles-mêmes.

Les eaux souterraines provenant des régions élevées de la lande, et qui émergent en un point donné, arrivent comme nous l'avons vu, en ce point, avec une forte pression ascendante. Elles entraînent avec elles une certaine quantité de sable; il se forme ainsi un vide autour du point d'émergence de ces eaux, et ce vide s'étend peu à peu. Il finit par gagner jusqu'au banc d'alios, qui existe sur la plus grande partie des Landes, à une faible profondeur dans le sol. Ce banc d'alios n'étant



(Fig. 9) Craste de la Houn de Sen-Roch,
Commune d'Escource (Landes),
montrant l'éboulement de l'Alios ou Lapa.

plus soutenu, finit par s'effondrer, et il se forme ainsi un fossé à ciel ouvert; les débris de l'alios sont désagrégés avec le temps, ou bien ils s'enlisent au fond de la Craste; l'eau continuant l'entraînement du sable, un vide nouveau se forme, un nouvel effondrement de l'alios se produit, et ainsi de suite; la Craste s'étend, et gagne ainsi peu à peu, vers l'intérieur du plateau.

On peut voir actuellement un certain nombre de ces Crastes, qui sont ainsi en voie de formation, et on peut y constater cet effondrement de l'alios, ou lapa (Fig. 9).

On peut voir des Crastes de ce genre, en particulier dans les communes d'Escource, de Luë, de Pontenx-les-Forges.

La généralité de ce phénomène permet même de penser que c'est de cette manière que certains cours d'eau landais se sont formés; et on peut supposer qu'ils n'étaient à l'origine que de simples Crastes qui se sont peu à peu élargies et approfondies.

Les Crastes qui offrent la particularité dont nous venons de parler, sont considérées dans le pays comme présentant un sérieux danger, et les habitants des régions voisines ne les traversent généralement qu'en des points bien déterminés, et là où le sol a été reconnu suffisamment solide.

Si on les traversait au hasard, on pourrait courir le risque de s'enliser.

LES LANDES HABITÉES

Lorsque après de longues marches à travers les landes incultes, le voyageur parvenait autrefois dans la région des Sègues, il était agréablement surpris par le contraste qui existait entre cette région et les espaces déserts qu'il venait de parcourir.

Aux plaines nues et monotones, couvertes de bruyères, succédait, en effet, une contrée d'un aspect tout différent, sillonnée en tous sens par des ruisseaux aux eaux vives, parsemée de jolis villages, et où le sol, assaini et fertile, présentait une séduisante alternance de cultures et de forêts. Il semblait alors au voyageur qu'il pénétrait dans des contrées heureuses, et certaines parties de la région des Sègues offraient, en effet, un aspect particulièrement riant.

Dans la Grande-Lande elle-même, les Sègues et les cultures qui se rencontraient çà et là, notamment dans la vallée de l'Eyre, près de Salles et de Belin, contrastaient si heureusement avec les landes voisines, que cette partie de la vallée avait reçu le nom de « Paradis des Landes ».

La région des Sègues était non seulement fertile, mais encore elle était dotée d'un climat très salubre; aussi, cette région était-elle relativement fort peuplée. Des villages échelonnés le long des cours d'eau, et de nombreux quartiers,

isolés çà et là parmi les Sègues, abritaient une vaillante et robuste population qui se livrait à la culture des champs et à l'exploitation des pignadas.

C'est du sein de cette population que sont sortis un certain nombre de personnages qui sont devenus célèbres, ou illustres, au cours de notre Histoire Nationale; et dont nous citerons les plus connus.

Estében de Vignoles, dit La Hire, le légendaire Valet de Cœur, et Potton de Xaintrailles, les valeureux compagnons d'Armes de Jeanne d'Arc; Jean de Grailly, le fameux Captal de Buch, adversaire de Duguesclin.

Bertrand de Got, né à Uzeste, près de Villandraut, qui devint Pape sous le nom de Clément V. Il transféra le siège de la Papauté en Avignon, et il y fit construire le célèbre Palais des Papes.

Aliénor ou Eléonore d'Aquitaine, reine de France, et reine d'Angleterre, mère de Richard-Cœur-de-Lion, née au Château de Belin, dans les landes girondines.

La famille d'Albret, originaire de Labrit, dans les Landes, qui devait donner à la France le plus populaire de ses rois, Henri IV. Cette famille s'était déjà illustrée précédemment. « Le 15 juillet 1099, lors de la prise de Jérusalem par les Croisés, Amanieu II d'Albret franchit le second les murailles de la Ville Sainte, après Godefroy de Bouillon. » (Abbé J. Monlezun, Histoire de la Gascogne - Tome II, page 92.)

« Le bourg de la Brède, un des plus grands et des plus peuplés des Landes, dit l'Abbé Baurein, est remarquable par la naissance du célèbre auteur de « L'Esprit des Lois », Charles de Secondat (Montesquieu). »

Enfin, est né dans les Landes, à Pouy, près de Dax, Saint Vincent-de-Paul, l'un des bienfaiteurs de l'humanité.

La région des Sègues, naturellement fertile et salubre, de tout temps habitée et cultivée, constituait la partie véritablement vivante du pays Landais, et elle a toujours connu une relative prospérité.

C'est sans doute de cette région des Sègues, qu'étaient tirés au cours de l'Antiquité, la plus grande partie des produits alimentant le commerce qui, d'après Ammien Marcellin, se pratiquait alors sur les rivages de l'Aquitaine.

Au IXe siècle, malgré les incertitudes des temps, ces contrées étaient encore fortunées, car les Normands qui, vers cette époque, firent une descente dans le pays de Born, qu'ils

pillèrent et ravagèrent, en rapportèrent, dit l'Abbé Baurein, un butin immense. (« Variétés Bordelaises », - Tome I, pages 215-216.)

Au début du XVIe siècle, le 26 octobre 1602, le Maréchal d'Ornano, parcourant les Landes en compagnie de Monsieur de Vicose, celui-ci fait part en ces termes au roi Henri IV, de l'enthousiasme que le pays inspirait au maréchal :

« A Dax, Monsieur de Poyanne et le Capitaine Borda, nous ont reçu avec beaucoup d'apparat et force escoupeterie. Nous voyci à Tartas, que le dict sieur Maréchal trouve d'une agréable assiette, et va céllébrant partout le pays des Lannes et les pignadas. »

En 1818, de Saint-Amans, décrit ainsi la partie des Landes située aux confins de la Gironde et du Lot-et-Garonne :

« Saint-Symphorien, comme Villandraut, comme Saint-Léger, comme tous les villages qui se trouvent dans cette partie des Landes, est encerclé dans les bois. Comme eux aussi, il est habité par l'aisance que l'industrie et le commerce y apportent, et qu'y fixe l'économie. »

« Il fut un temps, dit Lescarret (« Le Dernier Pasteur des Landes » - page 10), où on ne connaissait dans les Landes ni les verrous, ni les serrures; le voyageur fatigué n'avait qu'à tirer le loquet en bois pour se reposer dans la première maison qu'il trouvait sur sa route; et il n'y avait pas d'exemple qu'un vol fut jamais commis. »

Dans la belle préface des « Chants Populaires de la Grande Lande et des régions voisines », Félix Arnaudin évoque en ces termes les landes et les Sègues d'autrefois :

« C'est le temps heureux et tranquille, où les chants résonnaient de tous côtés autour de nous; dans les champs aux douces vesprées de Mai, s'envolant du milieu des blés où disparaissaient les sarcleuses, et berçant de leur joie ou de leur tristesse, le silence pensif des quartiers; sur les prairies aux chaudes soleillées de Juin, mêlés aux tintements des faux, aux folâtreries des fanages, dans le parfum grisant des meules; au fond des Sègues, sous la voûte des grands vieux pins, où le libre résinier aimait à faire retentir sa voix, majestueusement agrandie par l'écho.

« Ha canta lous pïns, é ha chïoula lou haptchott. »

« Faire chanter les pins, et faire siffler le haptchott. »

» C'était son divertissement favori, un peu son point de gloire. »

On trouvera peut-être que nous abusons quelque peu des citations; mais le sujet le comporte, et de plus, nous croyons devoir montrer, par des documents précis, quel était le vrai caractère des Landes d'autrefois, généralement si méconnues.

En étudiant la flore des forêts anciennes des Dunes, ou Montagnes, nous avons fait remarquer, ainsi que M. Durègne l'avait déjà si bien observé : combien cette flore était différente de la flore des forêts nouvelles des Dunes; et avec M. Durègne nous avions trouvé dans la complexité et dans les variations de cette flore la meilleure preuve de l'antiquité des forêts, ou Montagnes, des Dunes.

Il existe également des différences très grandes entre la flore des anciennes forêts des Landes, ou Sègues, et la flore des forêts nouvelles des Landes. La flore des forêts nouvelles des Landes comprend seulement les plantes qui existaient autrefois dans les landes incultes, ou tout au moins une grande partie de ces plantes, car un certain nombre d'entre elles ont disparu lors du déssèchement et du boisement qui ont transformé la plus grande partie du pays landais.

La flore des Sègues comprend la plupart de ces plantes; mais elle comporte en outre d'autres espèces qui lui sont tout à fait particulières.

Parmi les plantes caractéristiques des Sègues, il convient de citer, en premier lieu les Fougères, qui couvrent d'un tapis continu d'immenses étendues, dans le pays de Buch, dans le pays de Born, et dans le Marensin.

On peut noter ensuite les Hélianthèmes.

Tout d'abord, un hélianthème ligneux, connu sous le nom de Brocq blanc *(Hélianthénium Alyssoïdes)*, qui émaille de ses belles fleurs jaunes le sous-bois des Sègues, et particulièrement les jeunes semis; puis un hélianthème herbacé *(Hélianthénium guttatum)*, répandu surtout aux abords des habitations et des chemins.

Une autre plante très caractéristique des Sègues est le Cournïou *(Phalangium planifolium)*, liliacée à fleurs blanches, très recherchée par les moutons et par les bovidés.

On trouve encore une autre plante à fleurs blanches *(Arénaria montana)*, une belle potentille *(Potentilla splendens)*, et d'autres plantes moins répandues, et par suite, moins caractéristiques.

On rencontre aussi dans les Sègues des essences forestières autres que le Pin des Landes, et diverses espèces arbustives; mais ces arbres et ces arbustes ne se trouvent pas partout, car ils sont généralement éliminés par la culture, qui tend de plus en plus à exclure tout ce qui peut porter ombrage à la croissance du pin.

L'essence forestière la plus répandue dans les Sègues, après le pin, est le chêne-liège. On le rencontre dans deux régions bien distinctes; en premier lieu dans le Pays de Maremne et dans le Marensin, où il existe à l'état spontané jusqu'à la vieille dune de Contis, sur la rive droite du courant de Contis; puis dans le Lot-et-Garonne, et quelque peu dans la pointe Est du département des Landes. On ne le trouve à l'état spontané ni dans le pays de Born, ni dans le pays de Buch.

Le chêne Tauzin, appelé parfois chêne noir, était autrefois très abondant dans toute la partie orientale des départements des Landes et de la Gironde; mais cette essence tend malheureusement à disparaître sous les attaques de l'oïdium du chêne. On en trouve encore cependant de superbes spécimens dans les cantons de Mont-de-Marsan, de Labrit et de Sabres. Quelques-uns de ces arbres, très âgés et très volumineux, présentent un aspect curieusement exotique avec leur ramure contournée, et ils sont d'un effet très décoratif, surtout à la fin du printemps.

Le chêne pédonculé est de nos jours plus souvent cultivé pour ses glands, autour des habitations et sur les baradeaux des champs et des prairies, que spontané dans les forêts. Il était autrefois beaucoup plus répandu dans les Landes, et en mélange avec le pin il constituait de grandes et belles forêts (Fig. 10).

Le châtaignier se rencontrait aussi sur les baradeaux qui entourent les champs, et parfois même au milieu de ces champs

Parmi les autres essences croissant dans les Sègues, on peut citer : le bouleau, l'aune, localisés généralement au bord des cours d'eau. On trouve même des hêtres, ce qui peut paraître tout d'abord anormal; car cette essence est pour ainsi dire inconnue dans les Landes, dans les vallées du Ciron et de l'Eyre. Mais il est juste d'observer que cet arbre ne se trouve pas ici en mélange avec le pin; et qu'il existe seulement en quelques rares stations, tout au fond des vallées, et en des points où le sable des Landes a été entraîné par les eaux, et où apparaissent les roches calcaires sous-jacentes.

Le sous-bois des Sègues est généralement constitué par les fougères qui forment d'immenses tapis, d'un coloris magnifique pendant l'été et l'automne; et par l'ajonc d'Europe, ou grand ajonc : *(Ulex Œropeus)*, connu dans les Landes sous le



(Fig. 10) Forêts anciennes des Landes :
Sègue de M a g n a r d - Domaine de La Estancia -
Quartier de Terrenave - Commune d'Escource (Landes).

nom de jaougue, ou de gabarre. Les fougères et le grand ajonc se rencontrent surtout dans les terrains assainis et relativement fertiles.

Dans les terrains secs, ou très secs, on trouve surtout des bruyères.

En premier lieu, la bruyère ordinaire *(Erica Vulgaris)*, Linné; plante que le botaniste anglais Salisbury a rangé dans le genre *Calluna*, et à laquelle il a donné le nom de « *Calluna Vulgaris* ».

On trouve ensuite, parfois en grande abondance, la bruyère cendrée *(Erica Cinerea)*, Linné. La bruyère vagabonde *(Erica Vagans)*, Linné, est rare dans les Sègues.

Il existe relativement peu d'espèces arbustives dans le sous-bois des Sègues. Ces espèces étaient autrefois plus abondantes; mais de même que les chênes, elles sont de plus en plus éliminées par la culture.

On doit signaler cependant : le houx, la bourdaine, l'épine noire, l épine blanche, le fusain, le *Daphne Cneorum*.

Enfin, il convient de faire une place à part à l'arbousier *(Arbutus Unedo)*, Linné; très répandu dans le pays de Maremne, et quelque peu dans le Marensin et le Pays de Born.

Nous ne pouvons aujourd'hui nous faire une idée des forêts primitives qui existaient autrefois au cœur du pays Landais, forêts aux sous-bois profonds, où croissaient en mélange diverses essences, et où se trouvaient des arbres d'une grosseur parfois extraordinaire.

Ces forêts, transformées par l'homme, ne ressemblent plus aujourd'hui à ce qu'elles étaient autrefois.

Il nous est possible cependant d'évoquer leur aspect, grâce à la description que nous en a laissé M. Jules Marschal, Inspecteur Général de la Compagnie d'Exploitation et de Colonisation des Landes de Bordeaux, lequel a parcouru il y a plus d'un siècle, en 1833 et en 1834, les forêts de la région de Pontenx, et celles qui se trouvaient au voisinage des étangs de Parentis et de Mimizan.

Nous extrayons du rapport présenté, le 15 Novembre 1834, par M. Jules Marschal à la Commission de Surveillance de cette Compagnie, les lignes suivantes :

« Nous arrivâmes à ce dernier endroit (Pontens), qui est un bourg d'assez belle apparence (en comparaison des autres), d'une longue traversée, et d'un aspect fort riant.

» Sur toute cette route, nous trouvâmes des arbres de toutes essences, chênes, pins, peupliers, d'une dimension et d'une beauté surprenantes. Tous ces bois magnifiques restent inexploités, tant dans ces forêts que dans celles précédemment visitées, parce que le défaut de bras et de communications entraînent des frais énormes de main-d'œuvre et de transport, qui absorberaient les bénéfices.

» A quelque distance du bourg de Pontens, se trouve l'établissement des forges de même nom. On conçoit que le combustible y abonde, car indépendamment de ce que le pays n'est pour ainsi dire qu'une immense forêt, l'usine possède en propre des bois superbes et d'une étendue considérable, qui l'entou-

rent de tous côtés. Nous avons remarqué dans tous ces bois une très grande quantité de beaux chênes, dont beaucoup ont jusqu'à 4 mètres 75 centimètres de circonférence (14 pieds 11 pouces).

» Le nombre des arbres qui pourraient être abattus immédiatement sur la terre de Pontens, dépasse six cent mille, dans lesquels les chênes peuvent rentrer pour un dixième.

» Le montant des arbres exploitables qui se trouvent sur la terre de Castéja, est considérable; indépendamment des pins rendant encore résine, il y en a plus de cent cinquante mille hors d'âge, c'est-à-dire ne rendant plus résine, et pouvant par conséquent, être abattus immédiatement sans nuire au revenu de la propriété.

» Les pièces de pignadas ou chênayes, des propriétés de Pontens et de Bestaven, contiennent presque sans exception des arbres, pins et chênes, de la végétation la plus vigoureuse, et en innombrable quantité. La proportion moyenne est d'au moins six pieds de tour pour les pins, et de 9 pieds pour les chênes. Une infinité de pins y a de 9 à 10 pieds de tour, et il y en a même de 13 à 14 pieds, sur 70, 80 et 100 pieds de bille. Beaucoup de chênes ont 12 à 15 pieds de tour, et même au-delà. Leur hauteur moyenne n'excède guère 25 pieds de bille, mais il y en a de 30 à 40 pieds.

» En général, les chênes sont d'un bois extrêmement dur, serré, et sont éminemment propres par leur conformation à être façonnés en bois de construction navale.

» J'ai dans mon exploration du pays, visité une partie notable des forêts des Landes. J'y ai vu, et mesuré de mes mains, nombre de chênes d'une circonférence énorme (communément de 10 à 15 pieds, et un, entre autres, de 41 pieds). J'ai vu de ces chênes abattus, coupés en plusieurs parties, et dont les billes étaient parfaitement saines). Les pins y ont en général de 75 à 100 pieds de haut, et de 8 à 15 pieds de tour, mesurés à un mètre de terre. Ceux que j'ai vu abattre étaient également fort sains.

» C'est une chose véritablement digne de remarque, que l'intensité des préjugés déraisonnables qui existent encore dans beaucoup d'esprits, sur le pays auquel s'applique l'opération de la Compagnie.

» Ces préjugés sont si manifestement absurdes, que des personnes graves et dignes de toute confiance, qui ont récemment visité, observé le pays, et ont pu s'assurer, par le témoi-

gnage de leurs propres yeux, des ressources de toute nature qu'il présente, soit par la richesse de ses productions végétales et minérales, soit par la facilité de fécondation de son sol, ne peuvent cacher leur étonnement de voir, même parmi les habitants des contrees voisines, régner l'opinion, si étrangement erronée, qui fait de la partie des Landes que la Compagnie se propose de coloniser, un sol nu, ingrat et stérile, tandis qu'elles l'ont vu, ou couvert de forêts vierges d'une immense étendue, dans lesquelles croissent des arbres monstrueux; ou produisant dans les portions cultivées des moissons abondantes, et qui se renouvellent deux fois l'an; ou enfin, ornée dans ses parties désertes, d'une végétation sauvage, vigoureuse, parfois exubérante, et qui prouve par le fait la fécondité de cette terre si mal connue.

» Cette bizarrerie, ces erreurs, ne peuvent guère s'expliquer que par la confusion que font beaucoup d'esprits légers, qui ont l'habitude de juger sans voir et sans connaître, entre les **hautes-landes et les landes du littoral,** entre les plaines presque entièrement nues et désertes de la route de Bordeaux à Mont-de-Marsan, et le territoire si différent de nature et d'aspect, qui borde le golfe de Gascogne. »

Il reste encore bien peu sans doute des grands arbres remarquables observés par M. Mareschal, il y a plus d'un siècle, au cours de son voyage dans les Landes.

On rencontre cependant sur quelques points, des pins et des chênes, plusieurs fois séculaires; arbres majestueux qui constituent vraisemblablement les derniers témoins des antiques forêts Landaises. Mais ces arbres sont assez rares, car les anciennes forêts ont été abattues, et elles ont été remplacées par d'autres forêts, où le pin règne d'une façon exclusive, et qui ne ressemblent en rien à ce qu'elles étaient autrefois.

Nous avons pu voir quelques-uns des grands et vieux pins qui existaient il y a quelques années encore; et qui existent encore peut-être, dans les Landes, notamment à Ste-Eulalie-en-Born, à Pontenx, à Escource, à Arengosse, à Cabanac-Villagrains, à Uzeste.

Nous avons mesuré un certain nombre de ces arbres : leur grosseur varie de trois mètres à quatre mètres trente-cinq centimètres, mesure prise à 1 m. 30 du sol; leur hauteur est de 27 à 30 mètres; l'un d'eux, à Ste-Eulalie-en-Born, atteignait 32 mètres de hauteur totale (Fig. 11).

Nous donnons la reproduction photographique de deux autres de ces vieux pins; l'un d'eux, aujourd'hui abattu, se trouvait au quartier de Jouanicot, à Escource; l'autre se trouvait aux environs du bourg d'Uzeste (Fig. 12 et 13).



(Fig. 11) Pin des Landes :
dans un parc, en mélange avec des chênes.
Propriété de Mlle Déroulède, à Sainte-Eulalie-en-Born (Landes)
Circonférence : 3m95 (mesure prise à 1m30 du sol).
Hauteur totale : 32 mètres.

On peut juger par ces photographies, de l'aspect que présentaient ces survivants des antiques forêts de l'intérieur du Pays Landais; et on voit qu'ils peuvent sans désavantage être mis en comparaison avec les célèbres et magnifiques pins de la Forêt Usagère, ou Montagne de La Teste-de-Buch.



(Fig. 12) Forêts anciennes des Landes :
Vieux Pin - au quartier de Jouanicot,
Commune d'Escource (Landes).
Circonférence : $4^{m}25$ (mesure prise à $1^{m}30$ du sol).

Il existe encore, en de nombreuses localités des Landes, des spécimens remarquables de vieux chênes et de vieux châtaigniers; mais en général ces arbres exceptionnels ne se trouvent plus dans l'intérieur des forêts; et on n'en voit plus qu'aux abords des habitations, et sur les bordures des champs (Fig. 14, p. 46).



(Fig. 13) Forêts anciennes des Landes :
Vieux Pin, en mélange avec diverses Essences.
Propriété Naudon. Commune d'Uzeste (Gironde).
Circonférence : 3 m 95 (mesure prise à 1 m 30 du sol).
Hauteur totale : 31 mètres.

Nous avons déterminé, comme nous l'avons indiqué précédemment, la superficie occupée par les anciennes forêts des Dunes. Nous avons procédé à un travail du même genre, en ce qui concerne les anciennes forêts de l'intérieur du Pays Landais.

Dans ce but, nous avons utilisé les différentes cartes Anciennes qu'il nous a été possible de consulter; mais en même temps nous nous sommes appuyé sur l'étude de la flore des forêts anciennes elles-mêmes.

Il est possible encore, dans la généralité des cas, de retrouver sur le terrain l'emplacement de ces vieilles forêts, bien que ces forêts soient de nos jours complètement transformées et uniformisées par la culture.

Nous avons toujours trouvé en effet, dans le sous-bois des anciennes forêts landaises, une ou plusieurs des plantes caractéristiques de la flore des Sègues; et en particulier, les fougères, le Brocq blanc (Hélianthénium alyssoïdes), le Courniou (Phalangium planifolium) et Arenaria montana. La présence de ces plantes nous a fourni des indications précises, qui nous ont permis de contrôler et de corroborer les données des cartes Anciennes.

Nous avons pu suivre ainsi sur le terrain, et pour ainsi dire pas à pas, grâce aux indications de la flore, les limites des anciennes forêts; et nous avons pu constater que ces limites coïncidaient avec les limites de ces mêmes forêts, telles qu'elles sont figurées sur les cartes.

Nous avons pu voir que la masse de beaucoup la plus considérable des forêts Anciennes des Landes se trouvait, ainsi que Thore nous l'avait déjà fait savoir, dans l'espace compris entre le Bassin d'Arcachon et Bayonne; c'est-à-dire dans le pays de Buch, dans le pays de Born, et dans le Marensin.

On trouve aussi de vastes forêts Anciennes le long des rivières landaises, et plus spécialement le long de la vallée de l'Eyre (La Leyre), dans les régions de Sore, Pissos, Moustey, Belin, Salles, Mios, ainsi que dans la vallée du Ciron; notamment dans la région de St-Symphorien, de Villandraut, et dans le Bazadais; enfin des massifs, moins importants en général, se trouvent dans la vallée de la Midouze, et dans les vallées de ses affluents.

La carte qui est annexée au Mémoire, présenté en 1805 par de Poyferé de Cère, « Sur l'amélioration des bêtes à laine dans

le département des Landes », constitue un document des plus précieux, concernant la situation des vieillesl forêts Landaises. Cette carte, en raison de son échelle réduite, et grâce à sa présentation particulière, donne en effet une vue d'ensemble d'une grande netteté, et fait voir sans contestation possible, l'emplacement des principaux massifs boisés qui existaient autrefois dans les Landes.



(Fig. 14) Vieux Châtaignier.
Au quartier Le Son. Commune de Saucats (Gironde).
Circonférence : 7 m 20 (mesure prise à 1 m 30 du sol).

Les cartes de Belleyme, et de Cassini, à une plus grande échelle, et plus anciennes que la carte de Poyferé de Cère, fournissent d'utiles indications, en raison de leur plus grande précision.

Enfin, la carte générale, au trois cent-vingt-millième, du Ministère de l'Intérieur, indique d'une façon très nette les Anciennes Forêts des Landes, et elle indique en même temps, quelques autres Forêts des Landes, de création relativement récente.

Nous nous sommes servi de cette carte, au 320 millième, pour y porter les quatre catégories de Forêts Landaises que nous nous sommes proposé d'étudier.

Nous avons donné, sur cette carte, une teinte jaune aux Anciennes Forêts des Landes proprement dites, afin de les distinguer nettement des Anciennes forêts des Dunes, auxquelles nous avons donné une teinte rose.

La carte au 320 millième du Ministère de l'Intérieur, parue dans l'année 1859, est dérivée de la carte d'Etat-Major au quatre-vingt millième.

La carte d'Etat-Major au 80 millième elle-même a été dressée, pour ce qui concerne la région des Landes de Gascogne, dans la période comprise entre l'année 1852 et l'année 1856. Cette carte d'Etat-Major est donc quelque peu antérieure à la promulgation de la loi du 19 juin 1857, relative à l'assainissement et à la mise en valeur des Landes de Gascogne. Cette carte d'Etat-Major nous donne donc avec certitude la situation des Anciennes Forêts des Landes, à la veille de la transformation du Pays Landais.

Le Service Géographique de l'Armée a bien voulu nous communiquer les Epreuves, en taille douce, des quatre feuilles de la Carte d'Etat-Major au 80 millième, qui se rapportent à l'ensemble de la région des Landes de Gascogne.

Grâce à ces feuilles, nous avons pu connaître l'emplacement exact des Anciennes forêts des Landes proprement dites.

C'est également, grâce à ces feuilles, que nous avons pu établir la carte générale, sur laquelle figurent les quatre catégories de Forêts de Pins qui existent dans l'ensemble du Pays Landais.

Nous sommes heureux de l'occasion, qui nous est donnée aujourd'hui, d'exprimer à nouveau au Service Géographique de l'Armée, auquel, déjà, nous avions eu souvent recours pendant la guerre 1914-1918, notre admiration pour ses remarquables travaux, et notre reconnaissance pour sa grande obligeance, et sa serviabilité.

En utilisant les données de la carte que nous avons établie ainsi (1), nous avons pu calculer, avec une approximation suffisante, la superficie des Anciennes Forêts des Landes, ou Sègues, et nous avons trouvé que cette superficie était de 143.000 hectares environ (cent quarante trois mille hectares).

La superficie occupée par les Anciennes Forêts des Landes ou Sègues, est donc beaucoup plus considérable que la superficie occupée par lesl Anciennes forêts des Dunes, ou Montagnes, que nous avons évaluée à 21.000 hectares.

L'ensemble des Forêts anciennes, Montagnes et Sègues, qui se trouvent encore de nos jours dans le Pays Landais, s'élève donc au total à 164.000 hectares (cent soixante quatre mille hectares).

Cette superficie de 164.000 hectares de Forêts de Pins, plus ou moins mélangées de diverses espèces de chênes, représente ce qui subsiste encore aujourd'hui des Antiques forêts, sans doute beaucoup plus importantes, qui ont toujours existé dans cette partie de l'Aquitaine, qui a formé la Région des Landes de Gascogne.

Cette contenance réellement imposante de forêts de Pins qui se trouvaient dans l'Aquitaine, permet de comprendre comment l'Industrie Résinière a pu prendre naissance dans cette contrée, dès l'origine des temps historiques; et comment cette Industrie a pu se perpétuer jusqu'à nous, sans interruption à travers les siècles.

C'est grâce à une pratique, résultant d'un passé plus de deux fois millénaire, que les Sylviculteurs et les Résiniers Landais ont pu acquérir une maîtrise unanimement reconnue dans l'art de cultiver les Forêts de Pins, et d'en extraire les Produits Résineux.

Les Sylviculteurs et les Résiniers Landais sont parvenus à ce résultat, grâce à un labeur continu, et en perfectionnant peu à peu les procédés à eux transmis par leurs Ancêtres. On doit donc considérer ces Sylviculteurs et ces Résiniers, non pas comme faisant partie d'une Catégorie nouvelle de Travailleurs de la Forêt Landaise, ainsi qu'on l'a parfois avancé; mais bien comme les descendants authentiques, et les continuateurs, des générations de Sylviculteurs et de Résiniers qui se sont succédées, au cours de notre Histoire, dans les Antiques forêts, « Montagnes et Sègues » du Pays des Landes de Gascogne.

Pierre-Armand CLAVERIE,
Ingénieur Agronome,
Ingénieur Principal des Eaux et Forêts (E.R.).

---

(1) Une carte coloriée, au 1/320.000, qui devait accompagner le présent texte, sera publiée ultérieurement.

TABLE DES MATIÈRES

POUR LA

VENTE DES VOLUMES

S'adresser :

HOTEL DES SOCIÉTÉS SAVANTES

Rue du Loup, 71

BORDEAUX

ACTES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE BORDEAUX

ACTES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE BORDEAUX

FONDÉE LE 25 JUIN 1818

et reconnue comme établissement d'utilité publique

par Ordonnance Royale du 15 juin 1828

Hôtel des Sociétés savantes

Rue du Loup, 71

TOME XCVI

1955-1956



BORDEAUX

IMPRIMERIE E. DROUILLARD

3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

ACTES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE BORDEAUX

FONDÉE LE 25 JUIN 1818

et reconnue comme établissement d'utilité publique

par Ordonnance Royale du 15 juin 1828

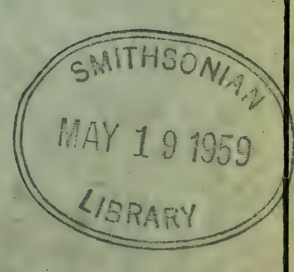
Hôtel des Sociétés savantes

Rue du Loup, 71

TOME XCVI

1955-1956





BORDEAUX
IMPRIMERIE E. DROUILLARD
3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

Information:Missing

pp .5-- 6

Title page removed & placed in front

Binding Unit..

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE STRATIGRAPHIQUE
DU JURASSIQUE NORD-AQUITAIN

Par F. DALBIEZ et R.-M. SERONIE-VIVIEN

La présente étude a pour but d'exposer les résultats stratigraphiques obtenus par les campagnes de surface et de forage dans les séries jurassiques du Nord de l'Aquitaine. Les affleurements jurassiques ont été étudiés sur toute la bordure Nord du bassin, depuis la côte atlantique jusqu'au massif de la Grésigne, près d'Albi. Cinq forages ont traversé ou fortement entamé la série jurassique :

— Au Nord, sur une ligne sensiblement Ouest-Est, Carcans, Lamarque et Saint-Martin-du-Bois;

— Au Sud et parallèlement, Mano et Bouglon-Sainte-Marthe.

Ces études de subsurface complètent et précisent celles, plus anciennes, des forages de Rochefort au Nord, et de Roquefort-des-Landes au Sud.

Nous présentons brièvement la distribution géographique et les variations d'épaisseur de chaque étage ou de chaque formation, leur aspect macroscopique et microscopique, les macrofaunes et microfaunes que nous y avons rencontrées; enfin, nous essayons de reconstituer, dans la mesure du possible, le milieu générateur du sédiment envisagé.

Les corrélations stratigraphiques entre les formations de subsurface et les étages de surface dégagent la physionomie du bassin au cours de la période jurassique. Elles montrent notamment l'homogénéité de la sédimentation au centre du bassin et le passage progressif aux séries plus littorales de la périphérie.

Le présent travail est publiée avec l'autorisation de la Direction de la Société Esso de Recherches et d'Exploitation pétrolières à qui nous exprimons ici notre gratitude. Il a été rendu possible par le travail d'équipe de tous nos collègues géologues du Département Exploration que nous remercions sincèrement.

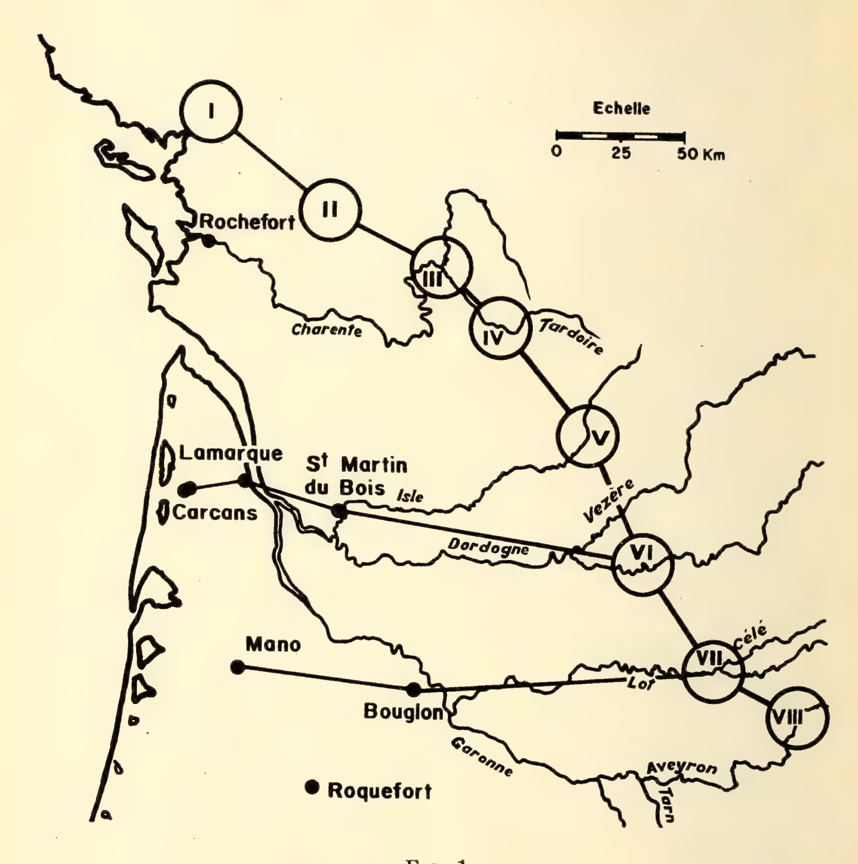


Fig. 1.

Carte de la région étudiée.

I. — ÉTUDE DE SURFACE

LIAS INFÉRIEUR

Nous subdivisons le Lias inférieur en deux groupes de formations de constitution lithologique très différentes.

I. — LES FORMATIONS ARÉNACÉES (Rhétien-Hettangien inférieur)

Ces dépôts sableux ou argileux ont une composition assez uniforme; il nous a paru toutefois souhaitable de distinguer deux zones, selon que ce Lias basal repose sur le socle métamorphique ou sur des terrains sédimentaires arénacés. La région comprise entre la côte vendéenne et le bassin de Brive correspond au premier cas et les dépôts du Lias inférieur y sont connus sous le nom de grès infraliasiques. Au Sud du bassin de Brive, ces grès reposent sur d'autres grès triasiques ou permiens; la limite entre ces formations est très imprécise, aussi parle-t-on de Rhéto-Trias.

A. — Grès infraliasiques (Deux-Sèvres, Vendée, Charente, Nord Dordogne)

Cette formation se compose essentiellement de sables, grès et arkoses. Les éléments quartzeux sont anguleux, mal triés, avec des intercalations de niveaux conglomératiques. Des lentilles argileuses s'y rencontrent parfois; elles sont souvent verdâtres et contiennent moins de 10 p. 100 de carbonates. Dans d'autres cas, on a des argiles brunâtres ou noires contenant des restes de végétaux.

Les minéraux lourds des sables sont très frais et se caractérisent par l'abondance (70 p. 100) des éléments friables (Hornblende, Augite) par rapport aux éléments résistants (30 p. 100 de Tourmaline, Zircon, Rutile). Dans certaines régions, ces matériaux détritiques ont subi une modification secondaire : silicification et transformation en quartzite et

jaspe, minéralisation filonienne sulfatée (F. Kraut, 1949) avec formation d'un ciment de barytine (environs de Nontron).

Les affleurements ne sont pas continus; ils paraissent être localisés en certains points par rapport au socle hercynien. Leurs épaisseurs sont donc variables mais ne dépassent jamais une quinzaine de mètres.

Des plantes recueillies dans les Deux-Sèvres, Vendée et Charente, permettent de rapporter les niveaux argileux à la zone hettangienne à *Thaumatopteris*, très près de la zone rhétienne à *Lepidopteris* (Carpentier, 1941, 1947, 1949; Arsicault, 1953; Gillard, 1943).

B. — Rhéto-Trias

A partir du bassin de Brive et plus au Sud, les grès de la base du Lias se confondent avec les dépôts arénacés du Trias sous-jacent.

Ces grès sont mal consolidés, avec de plus fréquentes intercalations d'argiles vertes ou bariolées et de lentilles calcaires. Dans la région de Villefranche-de-Rouergue, la série argileuse sommitale se charge graduellement en petits bancs calcaires. En général, les grès de la partie supérieure de la série (Rhétien ?) sont plus blancs que ceux de la base qui sont colorés en rouge par les argilites permiennes.

L'ensemble de la formation a une puissance de 60 m à Brive, 100 m sur le Lot, 200 m autour de la Grésigne. Les 20 à 30 m supérieurs peuvent seulement être considérés comme infraliasiques. Autour du bassin de Brive, une discordance semblerait exister entre le Trias et l'Infra-Lias.

Les grès ont un ciment siliceux et les éléments quartzeux sont très anguleux. Les minéraux lourds résistants dominent (Tourmaline, Zircon, Rutile) : plus de 60 p. 100; les silicates de métamorphisme, les amphiboles et les pyroxènes sont rares ou n'abondent qu'en des lieux privilégiés proches du Massif Central.

A part une *Avicula contorta* trouvée près de Lacapelle-Marival (Lot) (Fournier, 1896), on ne connaît pas de faune. La flore est mieux représentée. On a signalé des *Elatides perigrina (Pagiophyllum perigrinum)* à Saint-Robert (Corrèze) (Mouret, 1887), Villevayre (Aveyron) (Thévenin, 1903), pourtour de la Grésigne (Tarn-et-Garonne). Cette flore, surtout rencontrée dans les niveaux marneux supérieurs, daterait ces terrains du Rhétien ou de l'Hettangien inférieur, c'est-à-dire

que tous les dépôts infraliasiques du Bassin d'Aquitaine auraient à peu près le même âge.

C. — Sédimentation

Le dépôt de ces formations détritiques est dû à une sédimentation continentale, probablement fluvio-lacustre, localisée dans les dépressions topographiques du relief post-hercynien. Les éléments formant ces grès proviennent soit du démantellement des massifs primaires, soit de l'érosion des dépôts de piedmont permo-triasiques.

A la fin de cette période, les sédiments argileux prédominent et annoncent une sédimentation lagunaire qui commence à l'Hettangien supérieur.

II. — LES FORMATIONS CARBONATÉES
(Hettangien supérieur, Sinémurien)

Sur les dépôts arénacés de l'Infra-Lias, ou reposant directement sur le socle cristallin, on trouve une série de roches calcaréo-dolomitiques, peu fossilifères, représentant le Lias inférieur.

A. — Bordure vendéenne (côte atlantique à Niort)

On trouve 5 à 6 m de dolomie avec quelques niveaux oolithiques et des calcaires cryptocristallins, marneux au sommet. La dolomitisation est irrégulière. Les calcaires oolithiques et les calcaires marneux du sommet, dans lesquels se rencontrent *Arietites conybeari* et *Spiriferina walcotti* seraient sinémuriens.

Près de Chavagné et Fontenay, un niveau d'argile verte et de galets de quartz marquerait la transgression lotharingienne.

B. — Détroit du Poitou (de Niort à Charroux)

Le Lias inférieur y atteint 15 m de puissance. Il est formé de calcaire dolomitique et de dolomie. Les niveaux oolithiques sont plus rares. Ces formations sont datées de l'Hettangien près de Ménigoutte par *Schlotheimia angulata* (R. Abrard, 1948) et du Sinémurien à Champagné-Saint-Hilaire par *Arietites bisulcatus* et *Avicula sinemuriensis*.

C. — Charente (de Charroux à Teyjat)

Les formations liasiques sont à nouveau réduites à une dizaine de mètres, parfois moins (4 à 5 m à Teyjat). La dolomitisation y est très importante. Lorsque les dolomies reposent directement sur le cristallin, elles deviennent gréseuses. Il n'y a pas de fossiles.

D. — Dordogne (de Thiviers à La Bachellerie)

A partir de Thiviers, le Lias inférieur augmente d'épaisseur vers le Sud (20 à 30 m), les calcaires oolithiques et graveleux se développent, les dolomies ont tendance à se localiser vers la base de la formation. A côté de sédiments d'origine chimique (dolomie, calcaire oolithique) apparaissent des roches ayant une certaine proportion de débris roulés d'organismes, ce qui dénote un régime plus franchement marin.

E. — Détroit de Rodez (de la vallée de la Dordogne à la Grésigne)

De même que pour le Détroit du Poitou, nous entendons dans cette étude par « détroit de Rodez », non point le détroit lui-même, mais la région du Bassin d'Aquitaine se situant en face du détroit considéré.

L'épaississement qui s'amorce en Dordogne, s'accuse rapidement au voisinage du détroit de Rodez. De 32 m à La Bachellerie, le Lias inférieur passe à 58 m à Saint-Céré, 80 m à Capdenac, 142 m à Parisot.

La série stratigraphique est assez régulière : calcaires dolomitiques et dolomies à la base, suivis de niveaux oolithiques, puis de calcaires cryptocristallins bien lités, alternant avec de minces couches d'argile au sommet.

Le manque de fossiles rend les attributions d'étage assez délicates; la présence de *Gryphaea arcuata,* près de Villefranche-de-Rouergue (Boisse, 1933), dans les niveaux marneux supérieurs, indique l'existence du Sinémurien.

La texture des calcaires oolithiques est très constante d'un bout à l'autre du Bassin d'Aquitaine. On a des oolithes très petites avec un gros nucléus cryptocristallin marneux et un cortex radié. Il arrive quelquefois de trouver des niveaux d'oolithes déformées (Cayeux, 1935).

Les dolomies de la base du Lias sont en discordance sur le Rhéto-Trias en certains points du Tarn-et-Garonne (dôme de Villevayre). Les premiers bancs marneux intercalés avec les dolomies basales sont soit gréseux, soit colorés en rouge selon qu'ils remanient des grès blancs ou des argiles bariolées.

III. — SÉDIMENTATION

La formation des terrains du Lias inférieur correspond à une sédimentation en bassin peu profond, non complètement ouvert, à la limite de la zone à Evaporites (anhydrite, dolomie) et de la zone franchement marine (calcaire).

Après une première transgression timide à l'Hettangien, on trouve par place (Détroit du Poitou) une période de non sédimentation, puis la seconde phase de transgression qui paraît correspondre au Sinémurien. Cet étage est franchement marin avec prédominance des calcaires et des marnes contenant une faune de mollusques littoraux.

L'épaisseur importante des sédiments de la région de Rodez correspond à une aire de subsidence plutôt qu'à une zone profonde.

LIAS MOYEN

Charmouthien (Pliensbachien - Domerien)

Zones d'Ammonites :

Domerien	*Paltopleuroceras spinatum.* *Amaltheus margaritatus.*
Pliensbachien	*Prodactylioceras davoei.* *Tragophylloceras ibex.* *Uptonia jamesoni.*

Le Lias moyen correspond à une période de transgression qui a amené dans le Nord du Bassin l'ouverture du Détroit du Poitou et l'invasion de la mer sur une partie du massif vendéen. D'autre part, le Détroit de Rodez continue à être une zone subsidente. La subdivision du Charmouthien en Domerien et Pliensbachien n'est pas utilisée en Aquitaine, car la limite de ces deux étages est purement paléontologique et se situe dans une série lithologiquement homogène.

A. — Bordure vendéenne (côte atlantique à Niort)

Le Charmouthien est discordant sur les terrains plus anciens. Il est formé de 2 ou 3 m de calcaire gréseux compact surmonté d'une dizaine de mètres de calcaire gréseux alternant avec des niveaux marneux.

Les calcaires gréseux massifs correspondraient aux zones à *Jamesoni - Davoei* (Pliensbachien), tandis que l'alternance calcaire gréseux-marnes contenant *A. margaritatus* et *P. spinatum* serait domerienne (Butel, 1935-1951). Près de Niort, on trouve une quinzaine de mètres de calcaire gréseux directement transgressif sur le massif vendéen. Les lambeaux les plus transgressifs appartiendraient à la zone de *P. spinatum* (Mathieu, 1948).

B. — Détroit du Poitou (de Niort à Charroux)

C'est au Lias moyen que la communication entre les bassins de Paris et d'Aquitaine s'établit par transgression de la mer aquitaine vers le Nord. Le Détroit est largement ouvert à partir du Domérien (Abrard, 1948). Le Charmouthien est représenté par 12 à 15 m de calcaire gréseux contenant *P. spinatum, A. margaritatus, Pecten aequivalvis* et de très nombreux débris d'Echinides. Parfois apparaissent des bancs de silex.

C. — Charente - Dordogne (de Charroux à la Vézère)

Dès que l'on s'approche du Massif Central, le Lias moyen se réduit. Sa puissance oscille entre 3 et 10 m. Dans le Nord de la Charente, on trouve des calcaires gréseux à entroques avec rognons de silex. Les calcaires ont une texture graveleuse à débris d'Echinides; ils sont gréseux, avec des quartz anguleux, mal calibrés et parfois des spicules dénotant la présence de silex. A partir de Suaux, les calcaires deviennent dolomitiques et l'épaisseur se réduit à 3-5 m. De Thiviers à la vallée de la Vézère, le Charmouthien est formé d'une dizaine de mètres de calcaire graveleux, plus ou moins gréseux, sans intercalations argileuses importantes. Dans toute cette région, le Lias moyen, peu fossilifère, ne contient que des Céphalopodes domériens.

D. — Détroit de Rodez
(de la Vallée de la Dordogne au Massif de la Grésigne)

A partir de la Vézère, le Charmouthien s'épaissit, des niveaux marneux se développent et le Pliensbachien réapparaît. On divise le Lias moyen en quatre grands ensembles lithologiques :

1° *Calcaire gréseux à Pecten.* — Calcaires graveleux à nombreux débris d'Echinides et de Pecten plus ou moins gréseux; assez fort pourcentage d'éléments ferrugineux. *P. spinatum* abondants. Epaisseur allant de 5 m au Nord à 25 m à Saint-Antonin.

2° *Marnes gréseuses à « A. margaritatus ».* — Apparaissent sur la vallée de la Dordogne et atteignent 50 m de puissance à Saint-Antonin. Sont assez sableuses et calcaires au Nord du Lot avec apparition de petits bancs calcaires; deviennent plus homogènes au Sud. Microfaune de Lagenidae, bancs à *O. cymbium.*

3° *Argiles noires et marnes à Davoei.* — Sont peu épaisses (2 à 15 m). *P. jamesoni* se trouverait dans la base de cette série; sont beaucoup moins calcaires que les précédentes.

4° *Calcaires gréseux en rang de pavés.* — Calcaires gréseux se débitant en parallélépipèdes, graveleux, à Echinides; les débris roulés ont un cortex ferrugineux. Puissance variant du Nord au Sud de 4 à 20 m. *O. jamesoni* s'y rencontre.

Les niveaux 1 et 2 seraient domeriens et les niveaux 3 et 4 pliensbachiens (Lefavrais-Raymond, 1950).

E. — Sédimentation

Les formations basales sont détritiques avec une faune littorale (Lamellibranches, Encrines, etc.). Ensuite, dans l'axe du Détroit de Rodez, se déposent des argiles noires plus des marnes grises légèrement sableuses avec bancs d'*Ostreidae* au sommet, ce qui dénote d'abord l'arrêt des apports clastiques et une sédimentation plus calme, puis, à nouveau, des arrivées de matériaux détritiques dans une mer peu profonde (huîtres).

Enfin, le Charmoutien se termine par les calcaires gréseux à Pectens marquant le maximum de la transgression (Dordogne-Charente).

L'épaisseur des sédiments dans la région du Détroit de Rodez dénote que la subsidence lente amorcée au Sinémurien se poursuit.

F. — Micropaléontologie

Outre les Foraminifères déjà trouvés et décrits par différents auteurs (Payard, 1947; Szakall, 1949), nous avons déterminé les espèces suivantes : *Nodosaria* sp., *Dentalina* gr. *anguis* Terq., *Marginulana spinata* Terq., *Lenticulina* sp., *Lenticulina polygonata* Franke, *Lenticulina varians* Borneman, *Frondicularia dubia* Borneman, *Svenia* sp., *Cristellaria* cf. *subalata* Reuss, *Cristellaria prima* d'Orb., *Flabellina* sp., *Tristix liasina* Berthelin, *Astacolus prima* d'Orb.

LIAS SUPÉRIEUR

Toarcien — Aalénien

Zones d'Ammonites :

Aalénien. .	*Ludwigiella concava.* *Ludwigia murchisonae.* *Lioceras opalinum.* *Pleydellia aalense (Dumortiera pseudoradiosa).*
Toarcien. .	*Lytoceras jurense.* *Hildoceras bifrons.* *Harpoceras falcifer.*

Le Lias supérieur est une période de sédimentation calme en mer peu profonde; les dépôts argilo-marneux prédominent. A l'Aalénien commence un régime différent qui a entraîné la formation de calcaires oolithiques ou de calcaires à silex qui annoncent le Jurassique moyen. La limite Aalénien-Toarcien est parfois lithologiquement imprécise, mais les faunes d'Ammonites sont en général assez riches pour permettre de séparer les deux étages.

A. — Bordure vendéenne

Jusqu'à Niort, le Toarcien est formé de marnes grises avec de petits bancs calcaires. *H. falcifer* et *H. Bifrons* y abondent. L'épaisseur varie entre 10 cm et 10 m. Ces calcaires sont cryp-

tocristallins, argileux, avec des sections de *Lagenidae*. Parfois, se trouvent disséminés, en plus ou moins grande quantité, des pisolithes ferrugineux (zone à *H. bifrons*). Le Toarcien est transgressif sur le socle cristallin (MATHIEU, 1948) ou sur le Domérien.

L'Aalénien est en continuité de sédimentation sur le Toarcien. Il est plus calcaire, riche en Ammonites et passe d'Ouest en Est de 5 à 15 m d'épaisseur avec apparition de silex près de Niort. Les marnes aaléniennes contiennent des Lagenidae, Ostracodes, etc., tandis que les calcaires sont microcristallins, marneux, avec nombreux filaments.

B. — DÉTROIT DU POITOU

Le Lias supérieur y est transgressif. Le Toarcien est formé de marnes argileuses noires ayant 12 à 15 m. Les différentes zones d'Ammonites sont reconnaissables (GILLARD, 1939). La localité type de Thouars, bien que située géographiquement dans le Bassin parisien, est à rattacher paléogéographiquement à l'Aquitaine (ABRARD, 1944).

L'Aalénien est concordant, marneux à la base *(P. aalense)*, puis calcaire au sommet (DÉRIBÉRÉ, 1945) avec apparition de silex. Des *G. beaumonti* se trouvent dans toute la formation qui a 20 m d'épaisseur.

C. — RÉGION DE LA CHARENTE A LA DORDOGNE (de Charroux à Thiviers)

Le Lias supérieur est très peu épais. La zone à *falcifer* est formée de calcaire marneux à oolithes ferrugineuses, le Toarcien supérieur étant marneux. A Teyjat, le Toarcien est réduit à quelques mètres de calcaire gréseux avec délits argileux à *H. bifrons*. Plus au Sud, le Toarcien s'épaissit à nouveau. Sa puissance est toujours voisine de 10 m. Il est transgressif sur le socle cristallin à Varaignes (GLANGEAUD, 1895). La microfaune est très pauvre, les Lagenidae sont rares et on trouve des écailles de poissons ainsi que des conodontes.

L'Aalénien est plus calcaire; les *G. beaumonti* apparaissent dans les zones à *aalense* et *opalinum*, tandis que les oolithes se développent dans les zones à *murchisonae* et *concava*. Son épaisseur est de 8 à 10 m au Nord de la Charente, 3 m à Montbron et 8 m à Thiviers. Les calcaires contiennent des filaments et des débris de Lagenidae.

D. — Région méridionale (de Tourtoirac à La Grésigne)

Le Toarcien débute par des calcaires argileux, parfois gréseux (Dordogne) avec *H. falcifer*. Cette zone manque à Tourtoirac où la zone à *Bifrons* transgresse sur le Charmouthien (Hlauschek, 1953). Le Toarcien moyen, bien développé, se compose de marnes et d'argiles grises avec de rares niveaux calcaires. A partir de Gramat et vers le Sud, on rencontre *Posidonomya bronni* dans les argiles noires schisteuses (Gèze, 1943-1947). Dans la région voisine du Détroit de Rodez (Capdenac, Saint-Antonin), on trouve des minces lits de lignite (Thévenin, 1903; Boisse de Black, 1933) et des niveaux à écailles de poissons.

Les marnes contiennent une microfaune de Lagenidés, des petits Gastéropodes pyriteux, des Ostracodes et des débris de poissons.

La base de l'Aalénien se place dans la série marneuse et n'est marquée que par l'apparition de *H. aalense*. La zone à *opalinum* est plus calcaire et se caractérise par l'apparition des *G. beaumonti*. L'Aalénien supérieur est plus calcaire encore et on y trouve des niveaux à oolithes ferrugineuses de Villefranche à Saint-Antonin. Les calcaires sont cryptocristallins à gravelles argileuses, à cortex ferrugineux ou bien sont franchement oolithiques.

L'Aalénien et le Toarcien seraient régressifs au Sud du Lot. On trouve une lacune de ces étages au Nord de Caylus (Gèze, 1954).

E. — Sédimentation

Nous distinguerons deux aires sédimentaires : l'une au Nord de Teyjat, l'autre au Sud.

1° *Région Nord*. — Le Toarcien est trangressif; les sédiments sont très argileux et se sont déposés dans une mer calme, habitée par une riche faune de Céphalopodes.

A l'Aalénien, la sédimentation devient plus calcaire et de type littoral *(Gryphaea beaumonti)*. Les filaments abondent et les apports détritiques sont réduits.

On ne trouve pas de solution de continuité entre le Lias supérieur et le Jurassique moyen.

2° *Région Sud*. — Le Toarcien paraît peu transgressif au

Nord de la Dordogne; il est nettement régressif au Sud du Lot (Caylus). La sédimentation est très argileuse. Elle s'est faite en mer calme, peu profonde, en milieu réducteur. Des épisodes de très faible profondeur sont marqués par les bancs de lignite et les niveaux à écailles de poissons.

L'Aalénien inférieur et moyen se marque par une sédimentation calcaire, sans venue de clastiques grossiers, dans une mer peu profonde (huîtres). A l'Aalénien supérieur, l'apparition de niveaux oolithiques, de calcaires graveleux et gréseux, indique une sédimentation littorale dans une mer plus agitée et plus aérée.

La subsidence du Détroit de Rodez s'est atténuée pendant le Toarcien et a disparu à l'Aalénien.

F. — Micropaléontologie

Ont été reconnus dans le Lias supérieur les microfossiles suivants : Scolecodontes, Radiolaires, Holothuries, Gastéropodes pyriteux, Foraminifères : *Cristellaria subalata* Reuss, *Cristellaria rectalonga* Brand, *Pseudocytharina fallax* Payard, *Peudocitharina proxima* var. *compressa* Payard, *Frondicularia sulcata* Born., *Falsopalmula deslongchampsi* Terq., *Marginulina spinata spinata* Terq., *Nodosaria hortensis, Lenticulina* sp., *Triloculina* sp. — Ostracodes : *Cytheropteron concentricum* Reuss (1846), *Bairdia hilda* Jones (1884), *Cytherella ovata* Jones, *Monoceratina stimulea* Schwager (1866), *Paracypris siliqua* Jones et Hinde (1890).

JURASSIQUE MOYEN

Reprenant les subdivisions principales de Ph. Glangeaud (1895), nous distinguerons deux grandes provinces sédimentaires :

— Province septentrionale des calcaires à Céphalopodes;

— Province méridionale des calcaires oolithiques.

BAJOCIEN

Zones d'Ammonites :

4. *Garantia garanti, Parkinsonia parkinsoni.*
3. *Caeloceras blagdeni, Wichtellia romi;*
2. *Spheroceras sauzei, Stephaeoceras humphriesanum.*
1. *Sonninia sowerbyi, Wichtellia laeviuscula.*

A. — Province septentrionale

Le Bajocien est peu épais, mais toutes les zones d'Ammonites existent.

Sur le littoral atlantique, on trouve 15 m de calcaires argileux en bancs de 0,40 m. Vers Niort, le Bajocien atteint 20 à 25 m de puissance; ce sont encore des calcaires argileux à Ammonites, mais avec présence de silex dans la zone à *blagdeni*.

Sur la bordure du Massif Central, jusqu'à Chasseneuil, les formations sont à peu près les mêmes, passant de 16 m au Nord à 26 m au Sud. Les Ammonites sont plus rares qu'en Vendée, mais il existe des bancs de lumachelles de Brachiopodes dans la zone à *garanti* près de Montbron.

Les calcaires sont microcristallins, argileux, avec de nombreux filaments, des spicules, des débris d'Echinides et de Bryozoaires. La dolomitisation affecte le Bajocien près de Charroux.

La microfaune comprend des foraminifères : *Trocholina* sp., *Conicospirillina* sp., *Rheinholdella dreheri* (Bartens.), *Vaginulina* sp., *Cristellaria gr. dilecta* Reuss, et des Ostracodes dont : *Bairdia hilda* Jones (1884).

B. — Province méridionale

Dans la région de Montbron, le Bajocien passe rapidement du facies précédent à un facies oolithique que l'on retrouve ensuite jusqu'en Aveyron. L'épaisseur de cet étage augmente sensiblement et varie irrégulièrement entre 30 et 50 m (voir figure 2).

Les calcaires sont graveleux avec des oolithes dispersées ou bien conglomératiques ou bien franchement oolithiques. La surface de certains bancs a été érodée par des courants sous-marins; on y retrouve des galets calcaires, des fossiles roulés; ce sont les « niveaux de charriage » de P. Glangeaud (1885). Une dolomitisation secondaire envahit plus ou moins la formation surtout à sa base. Des organismes constructeurs sont présents autour de Montbron, mais ils sont sporadiques et ne forment jamais de calcaires récifaux.

L'étude micrographique permet de reconnaître quelques types de calcaires :

1° *Calcaire graveleux :* ciment cristallin, gravelles de calcaire argileux cryptocristallin, oolithes dispersées de grande taille avec nucléus important (souvent un débris de Lamellibranche ou d'Echinide).

2° *Calcaire microconglomératique :* même structure que le précédent, mais les éléments roulés peuvent atteindre 1 cm. On y rencontre des fragments roulés de calcaire oolithique.

3° *Calcaire oolithique :* ciment cristallin, oolithes à nucléus marneux, structure concentrique. Les oolithes sont en général bien calibrées.

La dolomitisation entraîne des modifications de ces structures, on trouve toute une série de stades de recristallisation : calcaire graveleux ou oolithique à rhomboèdres dispersés, calcaire oolithique à oolithes estompées, dolomie macrocristalline anhédrique. La microfaune est peu abondante : petits Foraminifères *(Textulariidae* et *Verneuilinidae);* rares *Trocholina* allongées, localisées autour de Montbron.

C. — Sédimentation

Dans toute la région étudiée, le Bajocien se compose de sédiments néritiques.

Dans la province septentrionale on trouve des dépôts de mer peu profonde, peu agitée, avec apport de clastiques fins (argiles) et une notable précipitation chimique.

Dans la province méridionale, les formations chimiques prédominent, il n'y a presque pas d'apports clastiques. Les calcaires construits sont peu importants. Le milieu devait être souvent voisin de la sursaturation, ce qui entraîna la formation des oolithes et la précipitation de la dolomite.

Enfin, les traces de remaniement (microconglomérats), les phases de non dépôts et d'érosion sous-marine (« niveau de charriage ») traduisent l'intensité des courants.

BATHONIEN

Zones d'Ammonites :

7. *Oppelia discus.*
6. *Oppelia aspidoïdes.*
5. *Oppelia fusca.*

A. — Province septentrionale

Le Bathonien est uniformément représenté par des calcaires argileux à Ammonites avec des intercalations de niveaux à silex. La limite Bajocien/Bathonien est marquée par un banc marno-phosphaté dit « banc pourri » contenant une faune de la zone à *O. fusca.* Ce banc est surtout visible près de Niort.

Sur la bordure du massif vendéen, la puissance du Bathonien est de l'ordre de 20 m. Les silex se développent en direction du Détroit du Poitou. Les Céphalopodes sont abondants.

Autour du Massif Central, les formations sont un peu plus épaisses (20 à 30 m), plus siliceuses, localement dolomitiques à la base (Charroux). A partir de Chasseneuil, la base du Bathonien devient graveleuse. Des dalles à *Cancellophycus* se rencontrent dans la zone à *O. aspidoïdes.* Les Ammonites sont plus rares.

Les calcaires sont microcristallins argileux avec nombreux filaments, débris d'Echinides, de spicules plus ou moins abondants. Ce microfacies est très voisin de celui du Bajocien.

La microfaune comprend : *Nodosaria fontinensis* Terq., *Ramuline gr. spandeli* Paalzow, *Nodosaria* sp., *Marginulina* sp., *Cristellaria gr. tricarinella* Reuss, *Astacolus* sp., *Marsonnella, Conocospirillina* sp., *Bairdia hilda* Jones (1849), *Pleurocythere impar* Triebel (1951).

B. — Province méridionale

A partir de La Rochefoucault se développent des calcaires graveleux et microconglomératiques et des niveaux saumâtres.

L'épaisseur du Bathonien s'accroît rapidement et passe de 30 m à La Rochefoucault à près de 90 m dans la vallée de la Dordogne. Dans le Tarn-et-Garonne, le Bathonien a encore 80 m de puissance.

On peut subdiviser le Bathonien en deux grands ensembles :

Bathonien inférieur : au début du Bathonien, on trouve des calcaires graveleux, microconglomératiques alternant avec des marnes feuilletées, pyrobitumineuses, des calcaires bréchiques et des lumachelles de Gastéropodes. Ces niveaux contiennent une faune saumâtre *(Sphenia raricostata),* et des fossiles lacustres ont été signalés (Bleicher, 1872). Entre Figeac et Saint-Antonin, on a, dans les niveaux marneux, des bancs ligniteux lenticulaires. Au Nord de Savignac-les-Eglises, les

niveaux pyrobitumineux deviennent plus rares et les fossiles saumâtres disparaissent près de Nontron.

Bathonien supérieur : le Bathonien supérieur est homogène et constitué de calcaires graveleux, massifs ou lités (Bergougnoux, 1946) avec passées oolithiques. Au sommet se développent des bancs à Rhynchonelles entre la vallée de l'Isle et celle de la Dordogne.

L'étude micrographique de l'ensemble du Bathonien permet de mettre en évidence certains types principaux :

1° *Calcaires graveleux :* ciment microcristallin, éléments roulés, débris de Lamellibranches, d'Echinides, gravelles de calcaires argileux, cryptocristallin, rares oolithes à gros nucléus, petits Foraminifères roulés.

2° *Calcaires microcristallins à débris.* — On peut distinguer dans le Bathonien inférieur :

— Calcaires à débris d'Ostracodes : très nombreux débris de tests d'Ostracodes, souvent orientés (Cuvillier, 1951) ;

— Calcaires à Characées : calcaire assez argileux contenant des oogones de Characées *(Chara bleicheri) ;*

— Lumachelles à Gastéropodes : calcaire microcristallin ou finement graveleux avec très nombreux tests de Gastéropodes.

3° *Calcaires bréchiques :* ciment cristallin ou microcristallin, éléments anguleux monogéniques, de taille variable, de calcaires cryptocristallins ou graveleux.

La dolomitisation affecte peu les séries bathoniennes.

Trocholines allongées, *Verneuilinidae* dans les couches supérieures, Ostracodes et Characées dans le Bathonien inférieur saumâtre.

C. — Sédimentation

Dans la province septentrionale subsiste le régime qui avait débuté au Bajocien. Les couches phosphatées à Ammonites de la base de l'étage indiquent une courte phase de moindre profondeur et de remaniement.

Dans la province méridionale, le Bathonien inférieur représente une période régressive avec développement de facies faiblement marins, saumâtres, peut-être même lacustres. L'extension des brèches intraformationnelles, des microconglomérats ainsi que la sédimentation rythmique de bancs à Characées, de calcaires à Gastéropodes et de marnes à Ostra-

codes indiquent l'instabilité des fonds marins et l'agitation du milieu.

Au Bathonien supérieur, la sédimentation devient plus régulière et les dépôts uniformes de calcaires graveleux et de calcaires à débris marquent un régime marin, littoral, aéré, avec une notable précipitation chimique, des apports organiques et un remaniement sur place de ces éléments.

JURASSIQUE SUPÉRIEUR

Zones d'Ammonites :

Portlandien.	Purbeckien.	Facies saumâtres. Ostracodes.
	Bononien. .	*Perisphinctes bononiensis.* *Gravesia portlandicum (G. Gigas).*
Kimmeridgien :	Virgulien.	*Aulacostephanus pseudomutabilis.* *A. Orthocera.*
	Ptérocérien.	*Streblites tenuilobata, Rasenia cymodoce.*
Lusitanien.	Séquanien. .	*Perisphinctes achilles.*
	Rauracien. .	*Peltoceras bicristatum (bimammatum).*
	Argovien. . .	*Peltoceras transversarium.* *Ochetoceras canaliculatum.*
Oxfordien.		*Cardioceras cordatum.* *Cardioceras mariae.* *Cardioceras Lamberti, P. athleta.*
Callovien.		*Reineckeia anceps.* *Macrocephalites macrocephalus.*

On peut subdiviser le Jurassique supérieur en deux grands ensembles, l'un comprenant le Callovien, l'Oxfordien et le Lusitanien, l'autre le Kimmeridgien et le Portlandien. Pendant la première partie du Jurassique supérieur subsistent deux provinces sédimentaires dans le Nord de l'Aquitaine; au contraire, des sédiments uniformes se sont déposés dans toute la région considérée à partir du Kimmeridgien.

A. — Callovien - Oxfordien - Lusitanien

1° *Province septentrionale.*

Callovien. — Le Callovien paraît être en continuité de sédimentation sur le Bathonien en Vendée et dans les Deux-Sèvres (P. Butel, 1938-1951; J. Lacoste, 1927). Des Sables-d'Olonnes aux environs de Ruffec et Mansle (Charente), il commence par 3 à 5 m de calcaires et calcaires marneux, en petits bancs à *M. macrocephalus,* surmontés par une série assez épaisse de marnes et marno-calcaires jaunâtres contenant *R. anceps.* La puissance de cette assise est de 35 m sur le littoral atlantique, 30 m au Sud de Niort et se réduit à une vingtaine de mètres près de Mansle.

Les calcaires sont microcristallins marneux à débris de Lagenidae, Echinides, etc. Les filaments abondent et sont régulièrement disséminés dans la roche. A partir de Ruffec, des débris de Spongiaire apparaissent. Les marnes contiennent : *Ammodiscus polygirata* Gumb., *Marssonella* sp., *Trocholina* sp., *Trochamminoïdes* sp.

Entre Mansle et La Rochefoucault, le Callovien se modifie, les Ammonites disparaissent et nous trouvons des calcaires graveleux ou oolithiques.

Oxfordien. — Cet étage débute par des calcaires crayeux noduleux à *P. athleta.* Ce niveau est constant et a une épaisseur de 4 à 6 m. Autour de Niort, cet horizon est plus marneux. Au-dessus de la zone à *Lamberti-athleta* se situent les zones à *mariae-cordatum* qui semblent exister mais ne sont représentées que par quelques mètres de marnes argileuses bleutées.

Les calcaires à *P. athleta* ont la même texture que les calcaires calloviens (filaments) auxquels ils sont souvent rattachés.

Argovien. — L'Argovien est formé exclusivement de marnes argileuses grises contenant parfois des Spongiaires, depuis la côte jusqu'à Mansle. A la limite de la province septentrionale, les marnes deviennent plus calcaires mais on y trouve encore *O. canaliculatum* (Glangeaud, 1895). Le passage au facies méridional est assez progressif. L'épaisseur de ces calcaires varie entre 15 et 30 m.

La microfaune est assez pauvre; nous y avons recueilli : *Cristellaria tricarinella* Reuss, *Epistomina* sp. *Cristellaria bruckmanni* Myatliuk.

Rauracien. — Le Rauracien est également composé de sédiments uniformes : calcaires marneux en bancs de 0,70 m à 1 m, alternant avec des marnes jaunes de la même puissance contenant *P. bimmamatum.* L'épaisseur du Rauracien est de 20 à 25 m de Marans à Mansle. A l'Est de la vallée de la Charente apparaissent des intercalations récifales (Saint-Angeau).

Les calcaires sont microcristallins, marneux, homogènes, avec de rares débris de fins Lamellibranches. On n'y trouve pas de filaments. La pyrite est assez fréquente. Les marnes contiennent une microfaune peu abondante : *Astacolus* sp., *Saracenaria* sp.

Séquanien. — Bien que cet étage ne corresponde qu'à une zone d'Ammonites *(P. Achilles)*, il nous paraît souhaitable de le subdiviser en deux :

Séquanien inférieur : calcaires marneux bien lités, alternant avec des marnes feuilletées. Cet ensemble a de 100 à 120 m d'épaisseur à La Rochelle, et seulement 60 à 80 m près de Mansle. Les calcaires sont cryptocristallins marneux avec, assez souvent, de très fins quartz détritiques. Les marnes ont une microfaune très pauvre : *Cristellaria tricarinella* Reuss, *Pseudocyclammina coprolithiformis* (Schw.) var. *sequana* Mohler, *Ammobaculites* cf. *subaequalis* Myatliuk, *Cristellaria* sp.

Séquanien supérieur : les calcaires deviennent graveleux, à débris, des couches à Nérinées apparaissent et, enfin, par place, se développent des récifs tel celui de la pointe du Ché.

L'épaisseur de ce Séquanien supérieur à *P. achilles* est de 70 m sur le littoral atlantique et se réduit à 15 m à l'Est d'Angoulême (Le Quéroy).

Les calcaires sont cryptocristallins marneux avec quelques quartz clastiques et de sections de *Pseudocyclammina sequana;* on trouve aussi dans les formations récifales des calcaires graveleux à débris d'Echinides et des calcaires à Polypiers. Les marnes contiennent : *Ammobaculites* sp., *Pseudocyclammina sequana* (Merian) var. *minor* et var. *major* Mohler, *Pseudocyclammina* sp., *Patellina* sp.

Ces niveaux sont surmontés par une vingtaine de mètres de calcaires graveleux ou gréseux contenant *R. cymodoce* et à rattacher au Kimmeridgien.

2° *Province méridionale.*

Dans cette province, le Jurassique supérieur est constitué presque exclusivement de calcaires et de dolomies, sans Ammonites, et il est très difficile d'attribuer à un étage telle ou telle formation particulière. Nous allons toutefois essayer de dégager quelques traits généraux.

Callovien - Oxfordien. — Nous groupons ces deux étages en une seule unité lithologique : « les calcaires en corniche » (Mouret, 1886-1887). Ces calcaires sont en général en gros bancs ou massifs. Leur épaisseur passe de 40 m à La Rochefoucault, à 35 m sur la vallée de l'Isle, 50 m sur celle de la Dordogne et du Lot, et 60-70 m sur la vallée de l'Aveyron. La dolomite est souvent présente dans ces calcaires, sans toutefois dominer; on a des calcaires cryptocristallins avec des cristaux euhédriques dispersés de dolomite. D'autres horizons sont composés de calcaires graveleux contenant quelques oolithes à gros nucléus. Les Trocholines allongées sont fréquentes ainsi que des *Valvulinella.* A la limite de la Charente, le passage au facies septentrional se fait très rapidement sur 3 à 5 km, par l'intermédiaire de formations récifales ou de calcaires à Algues, Spongiaires et Echinides.

Le sommet du Callovo-Oxfordien est très difficile à déterminer; il est marqué en certains endroits du Lot et de la Dordogne par un niveau de calcaires en petits bancs avec rares délits marneux.

Argovien - Rauracien. — On peut attribuer à ces étages, sans preuves paléontologiques formelles, les calcaires dits à Polypiers qui constituent la grande partie des Causses de Gramat et de Limogne. C'est un ensemble de calcaires massifs et de calcaires en gros bancs, graveleux ou oolithiques, contenant sporadiquement des organismes constructeurs. La puissance de l'Argovien-Rauracien est de 30 m sur la Tardoire, 70 à 80 m sur la Dordogne, 120 à 150 m sur le Lot et l'Aveyron.

Les calcaires sont de différents types :

a) Calcaire graveleux ou microconglomératique, à oolithes dispersées, ciment microcristallin ou cristallin, éléments graveleux autochtones, oolithes concentriques à gros nucléus. On trouve très souvent des oolithes multiples. La microfaune comprend surtout des *Trocholina,* grandes *Valvulinella, Verneuilinidae, Miliolidae,* grosses *Textularia :* Solénopores, Polypiers et Spongiaires dispersés et roulés.

b) Calcaires cryptocristallins à débris, calcaires plus homogènes contenant surtout des *Valvulinella* et des petits débris de Lamellibranches et d'Echinides.

Ces niveaux sont plus ou moins profondément dolomitisés.

Les niveaux à Polypiers ne forment jamais d'ensembles récifaux, sauf à la limite septentrionale de cette province où le passage au facies Nord se fait par l'intermédiaire de niveaux franchement récifaux intercalés avec des bancs de calcaires marneux à Ammonites, ce qui permet de dater l'ensemble de l'Oxfordien supérieur ou du Rauracien (Glangeaud, 1895).

Séquanien. — Le Séquanien s'individualise assez bien du reste du Lusitanien, car il commence par des calcaires durs à Nérinées (Septfonds, Eyvigues, auxquels sont superposés des calcaires marneux feuilletés à *Astarte* et des marno-calcaires. En dessus, on trouve des calcaires conglomératiques ou bréchiques qui forment le sommet du Séquanien ou, peut-être, la base du Kimmeridgien (Ptérocérien).

L'ensemble calcaires à Nérinées - marno-calcaires à *Astarte*, que l'on ne rencontre qu'au Sud de la Vézère, a une épaisseur de 30 à 40 m. Les calcaires bréchiques ont une vingtaine de mètres d'épaisseur.

Les calcaires à Nérinées sont des calcaires grumeleux à oolithes dispersées contenant des *Trocholina, Valvulinella* et *Textulariidae*. Dans les calcaires en plaquettes on trouve des niveaux de calcaires cryptocristallins marneux à *Pseudocyclammina, Favreina,* et des niveaux de calcaires à débris contenant de nombreux tests d'Ostracodes et des oogones de Characées. Les zones les plus marneuses sont pyrobitumineuses (Eyvigues). Des fossiles d'eau douce ont été signalés par Mouret (1897).

En Charente, on ne rencontre pas ces niveaux saumâtres, et le Séquanien est formé de calcaires marneux cryptocristallins à *Valvulinella* et *Pseudocyclammina* qui passent progressivement au Kimmeridgien.

3° *Sédimentation.*

Dans la province septentrionale, le Jurassique supérieur commence par un régime marin similaire à celui qui existait depuis le Bajocien. Avec l'Oxfordien et l'Argovien, la sédimentation chimique est moins importante, les marnes à Ammonites prédominent. C'est à cette époque qu'il faudrait placer l'approfondissement maximum de la mer aquitaine. A partir

du Rauracien, la précipitation chimique redevient plus importante, les dépôts clastiques commencent à devenir un peu plus grossiers au Séquanien (quartz), tandis que la prédominance de calcaires blancs et l'apparition de niveaux récifaux au sommet de cet étage indiquent une mer plus aérée et une moindre épaisseur d'eau.

Dans la province méridionale, les sédiments du Jurassique supérieur indiquent un régime marin littoral, aéré, peu profond, avec prédominance des précipitations chimiques, remaniement des éléments (gravelles, microconglomérats), apparition généralisée d'organismes constructeurs (Polypiers, Algues, Spongiaires). Les apports clastiques sont très faibles (pas de quartz, pourcentage d'argile très faible). Au Séquanien, des conditions sublittorales ou laguno-lacustres se caractérisent par la présence de marnes pyrobitumineuses, de niveaux bréchiques, de calcaires à Characées, Algues et Ostracodes.

B. — Kimmeridgien - Portlandien

Après la diversité des facies qui caractérisait le début du Jurassique supérieur, un régime uniforme s'étend sur toute l'Aquitaine pendant le Kimmeridgien et le Portlandien. Ce ne sera qu'à la fin du cycle jurassique que l'on trouvera des différences locales dans les formations purbeckiennes.

1° *Kimmeridgien.*

a) *Ptérocérien.* — Ce sous-étage correspond à la zone à *Rasenia cymodoce* bien individualisée en Charente. A ce niveau, on trouve, de la côte atlantique aux environs d'Angoulême, de 20 à 35 m de calcaires graveleux, parfois gréseux, parfois oolithiques. Le Ptérocérien disparaît sous le Tertiaire au Sud d'Angoulême, pour ne reparaître que sur la vallée de la Dordogne où il se présente alors sous forme de calcaires oolithiques et graveleux et de calcaires bréchiques qui s'étendent jusqu'à la vallée du Lot sur une épaisseur de 20 à 35 m. Les calcaires ptérocériens sont soit oolithiques, soit graveleux ou microconglomératiques, avec nombreux débris de Lamellibranches, Echinides, serpules et Foraminifères arénacés (*Pseudocyclammina personata* Tobler).

b) *Virgulien.* — Le Virgulien est très homogène, tant dans sa constitution que dans son épaisseur. Il est partout composé

d'une alternance de 120 à 150 m de calcaires argileux en petits bancs, alternant avec des marnes feuilletées. La surface des bancs calcaires est souvent une Lumachelle d'*Exogyra virgula.* Dans la vallée du Lot, la base du Virgulien est souvent un peu plus massive, les bancs marneux sont plus rares, les alternances moins régulières, et l'on y trouve en assez grande abondance des *Terebratula subsella. A. orthocera* se trouve dans les calcaires argileux. Les marnes sont pyrobitumineuses entre la Dordogne et le Lot.

Les calcaires sont le plus souvent microcristallins, argileux, avec tests d'*Exogyra* et *Pseudocyclammina virguliana* ou bien on a des calcaires graveleux avec nombreuses gravelles, débris de Lamellibranches, Foraminifères arénacés enrobés dans un cortex ferrugineux. Ces niveaux correspondent aux surfaces des bancs calcaires à facies de Lumachelles d'Exogyres (Hard-ground).

Les marnes contiennent une microfaune riche en *Pseudocyclammin virguliana* Kœhlin, *Pseudocyclammina* sp., *Gaudryina* sp., *Textularia* sp., *Lenticulina subalata* Reuss, *Trocholina* sp., Ostracodes. Les pollens du Kimmeridgien du Lot ont également été étudiés (Sittler, 1954).

2° *Portlandien.*

a) *Portlandien inférieur* (zone à *Gravesia gigas*). — Le Portlandien commence en Charente, par des calcaires gréseux, graveleux ou oolithiques, en bancs épais, surmontés par des calcaires microcristallins, bien lités, contenant *G. gigas* et des Lamellibranches. En Dordogne et dans le Lot, le Portlandien est plus uniforme et ne se compose que de calcaires microcristallins bien lités avec de rares passées graveleuses; ces assises sont souvent dolomitisées. L'épaisseur du Portlandien inférieur est de 60 m en Charente, de 80 à 100 m dans le Lot.

Les calcaires sont microcristallins avec parfois des niveaux gréseux et des niveaux de gravelles. Les *Haplophragmium supra-jurassicum* Schwager sont abondants à certains niveaux, ainsi que les débris d'Ostracodes, serpules et Favreina.

b) *Purbeckien.* — Le Purbeckien se trouve dans les environs de Cognac, à l'extrémité de l'île d'Oléron et autour de Gourdon (Lot).

En Charente, il est formé de marnes gypseuses et d'argiles rouges à Vertébrés contenant une riche faune d'Ostracodes : *Cytheralla gr. decipiens* Anderson (1940), *Darwinulina oblonga*

Rœmer (1839), *Cypridea valdensis* Martin (1940), *Cypridea* cf. *laevigata* Dunker (1846), *Cyprideis polita* Martin (1940), *Schluderidea* sp., *Macrodentina retirugata* Jones var. *textilis* Jones (1885), *Macrodentina calcarata* Triebel (1954), *Metacypris forbesii* var. *verrucosa* Jones (1885), *Progenocythere stilla* Sylvester-Bradley (1948), nov. var., *Oligocythereis fullonica* Jones et Sherborn (1888), *Oligocythereis woodwardi* Sylvester-Bradley (1948), nov. var. (Régnier, 1955).

Au sommet, on retrouve des calcaires à Corbules, mais sans faune d'Arénacés. Dans le Lot, on ne rencontre que des dolomies et argiles vertes sans qu'aucune faune ne puisse permettre de confirmer l'attribution de ces couches au Purbeckien.

Le Purbeckien aurait 30 à 40 m dans la Charente, 20 à 30 m dans le Lot.

Les calcaires sont souvent graveleux et gréseux avec débris d'Ostracodes, la dolomie est très fréquente et les grès de l'île d'Oléron contiennent des minéraux lourds provenant en grande partie du Massif Central (staurotide, disthène), avec des apports bretons (disthène vert et glaucophane).

3° *Sédimentation.*

Le Ptérocérien correspond à une période de sédimentation littorale dans un milieu aéré, proche des côtes; les précipitations chimiques prédominent dans le Sud, tandis que dans le Nord les apports sableux sont importants.

Avec le Virgulien s'établit un régime de sédimentation marine rythmique dans une aire calme, sans courant, dans laquelle prédominent tantôt des apports de clastiques fins, tantôt des dépôts chimiques.

Au début du Portlandien, on a une période d'instabilité marquée par le retour des clastiques grossiers et la formation de calcaires graveleux, puis la fin du Jurassique est marquée par l'extension des facies saumâtres du Purbeckien; les derniers niveaux calcaires de la série marquent, peut-être, une ultime transgression avant l'exondation définitive.

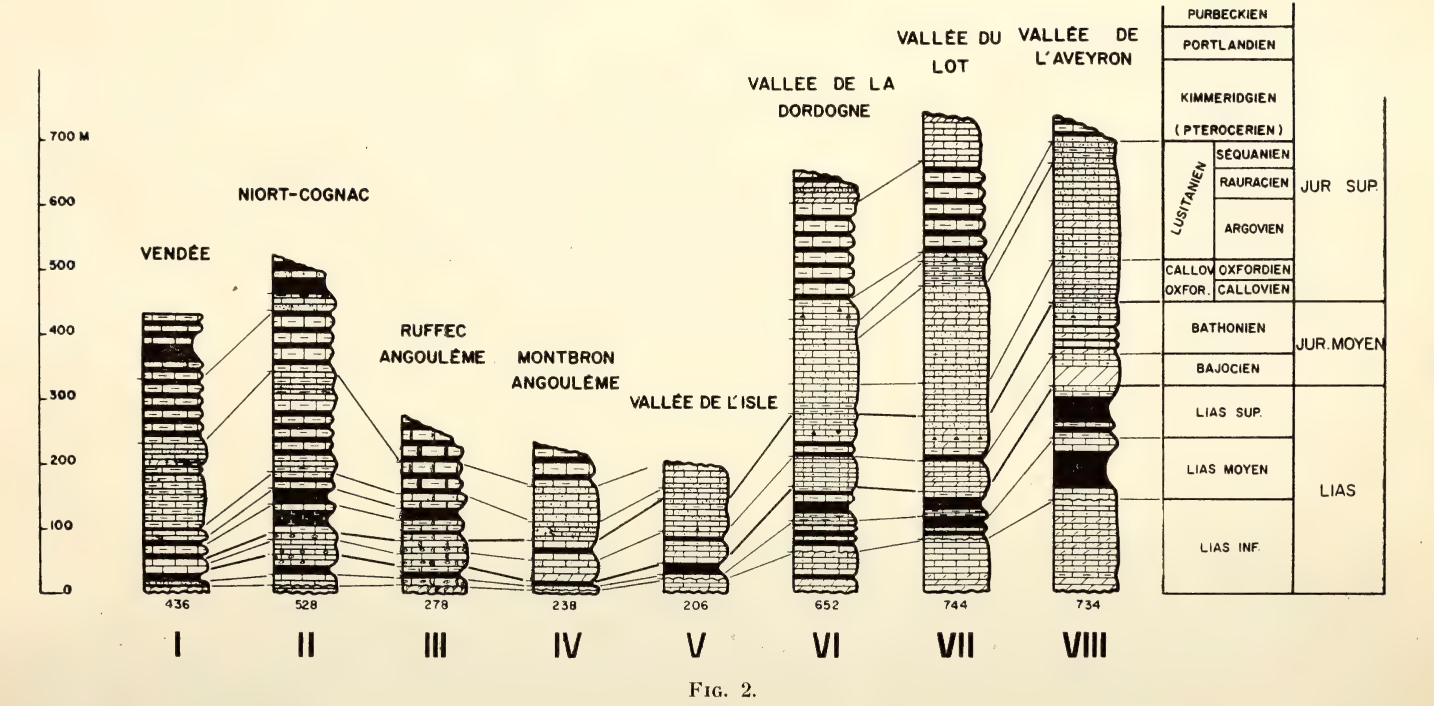


Fig. 2.

Corrélations stratigraphiques de coupes synthétiques de surface.

II. – ÉTUDE DE SUBSURFACE

Au cours des dernières années, un certain nombre de forages de recherches de pétrole, entrepris par la Société Esso Rep, ont traversé les séries jurassiques du Nord-Ouest de l'Aquitaine : Carcans 1 et 2, Lamarque 1 et Saint-Martin-du-Bois 1 dans le Nord, Mano 1 et Bouglon-Sainte-Marthe 1, plus au Sud. D'autres n'ont fait qu'effleurer ces séries : Parentis 1, 3, 9 et 11, Mothes 1 et plus au Sud, Pontenx 1 et Liposthey 1. Enfin, des données complémentaires nous sont fournies par la publication des résultats du forage de Roquefort-des-Landes (Cuvillier, 1951-1952), ainsi que par le forage d'eau de la ville de Rochefort.

Il n'est pas possible, dans les études de subsurface, de définir avec une rigueur suffisante les limites d'étages et d'utiliser l'échelle des temps géologiques d'une façon courante. Aussi, définirons-nous un certain nombre d'unités lithologiques dont la correspondance avec les unités de temps est résumée dans le tableau. Nous envisagerons donc, successivement et dans l'ordre de leur dépôt, ces différentes unités afin d'en décrire brièvement les caractères lithologiques, paléontologiques et de sédimentation, dans le Nord (Rochefort, Carcans, Lamarque, Saint - Martin - du - Bois), le Centre (Mano, .Bouglon - Sainte-Marthe) et le Sud (Saint-Paul-en-Born, Roquefort).

ARGILES ET GRÈS ROUGES

Les argiles et grès rouges du Trias sont répartis sur l'ensemble de la région envisagée et servent de soubassement à la série que nous allons étudier. Ils ont été reconnus au Sud, à Roquefort et Saint-Paul-en-Born; dans le Centre, à Bouglon-Sainte-Marthe et dans tous les forages du Nord. Leur épaisseur, faible dans le Nord et l'Est, augmente considérablement vers le Sud. On observe une variation similaire de la lithologie : au Nord, une série d'argiles versicolores à dominante rouge brique, alterne avec des grès plus ou moins grossiers et de

petits conglomérats, plus importants, vers le sommet de la formation. Des bancs de dolomie gris beige finement cristalline sont intercalés avec les grès. Vers le Sud, le pourcentage de clastiques grossiers diminue considérablement au profit de celui des clastiques fins et des évaporites, donnant une puissante série d'argiles généralement rouges et de sel (halite). Nous n'avons retrouvé dans notre région, ni les ophites, ni les sels potassiques rencontrés à Roquefort. Les petits quartz bipyramidés sont assez fréquents dans les horizons argileux.

Aucun fossile n'a pu être mis en évidence jusqu'à présent. Les terrains situés sous cette unité étant d'âge très variable et les terrains situés au-dessus d'attribution assez incertaine, il ne nous est pas actuellement possible d'attribuer un âge plus précis aux *argiles et grès rouges* que celui de Triasique.

Du point de vue sédimentologique, deux points particuliers sont à signaler : l'existence, récemment contestée (Bourcart et Ricour, 1954) d'une teinte dominante rouge du Trias salifère en profondeur, et la faiblesse — on peut même dire l'absence pratique — de carbonate dans les horizons argileux. Ce dernier point nous paraît intéressant, car il est, à notre connaissance, assez général dans les milieux lagunaires où les argiles sont relativement pures.

ZONE A ANHYDRITE

La zone à anhydrite repose directement sur les argiles et grès rouges, mais il ne nous est pas encore possible de dire si ce contact correspond à une sédimentation continue ou discontinue. Une éventuelle discordance est possible à cet endroit de la série. Le brusque changement de la lithologie suggère au moins une petite lacune, mais l'estimation des pendages n'est pas assez précise pour permettre d'identifier une discordance.

La zone à anhydrite est connue dans les forages du Nord, à Bouglon et à Roquefort. Elle augmente considérablement du Nord au Sud, très réduite ou inexistante sur la bordure, elle a déjà 70 m à Rochefort et 175 m à Carcans. Elle atteint 500 m dans le Centre (Bouglon) et dépasse 850 m à Roquefort.

La série débute par une dolomie secondaire d'une vingtaine de mètres d'épaisseur, dite « dolomie de Carcans ». Cette dolomie résulte de la transformation d'un calcaire plus ou moins fossilifère qui a pu localement échapper à cette transformation (Roquefort). On trouve ensuite une alternance de dolomie

microcristalline localement recristallisée et chargée d'anhydrite, d'anhydrite massive blanchâtre et de minces couches d'argiles noires. Le litage est irrégulier et les argiles sont froissées entre les bancs durs de dolomie. Certains bancs de dolomie semblent résulter de la dolomitisation de calcaires à micro-oolithes.

Dans le Centre et le Sud, la formation se charge en sel, et ce dernier constitue un important pourcentage de la lithologie à Bouglon et à Roquefort, alors qu'il est absent dans le Nord.

Seule la « dolomie de Carcans » a fourni des traces de fossiles sous forme de fragments de Brachiopodes et d'empreintes indéterminables, dans les forages du Nord. Rappelons ici que cet horizon contient à Roquefort, outre des débris de Mollusques, de petits Foraminifères *Lagenidae,* du genre *Frondicularia.* Ce fait, joint à la similitude de microfacies entre cet horizon et le Muschelkalk de Saint-Jean-Pied-de-Port, ont conduit M. Cuvillier à « dater de manière formelle » (Cuvillier, 1950) cet horizon du Muschelkalk. Les arguments invoqués ne nous semblent pas assez concluants pour parler de certitude (Lamare, 1952). Il nous semble plus raisonnable d'admettre qu'il s'agit là d'une hypothèse intéressante qu'il faut chercher à confirmer ou à infirmer par des données complémentaires.

Du point de vue sédimentaire, nous avons vu que la « dolomie de Carcans », témoin d'une brève incursion marine de faible amplitude, faisait suite au régime triasique précédent. La zone à anhydrite représente une sédimentation typiquement lagunaire, composée d'éléments précipités dans un ordre récurrent. La subsidence et l'évaporation ont été plus intenses au Centre du Bassin que sur la bordure Nord plus rigide et à Trias rouge peu épais, ce qui se traduit par une série plus puissante et l'apparition de sel dans le Centre.

CALCAIRES A FILAMENTS

Nous englobons dans cette formation tout l'ensemble compris entre la zone à anhydrite et la disparition des « filaments ». Elle comprend des lithologies assez variées, mais l'épaisseur de la formation n'est pas telle qu'elle ne puisse être étudiée comme un tout.

Les « calcaires à filaments » ont été rencontrés dans tous les forages du Nord avec une épaisseur assez constante : 150 m environ à Roquefort, 180 m dans les autres forages. Ils

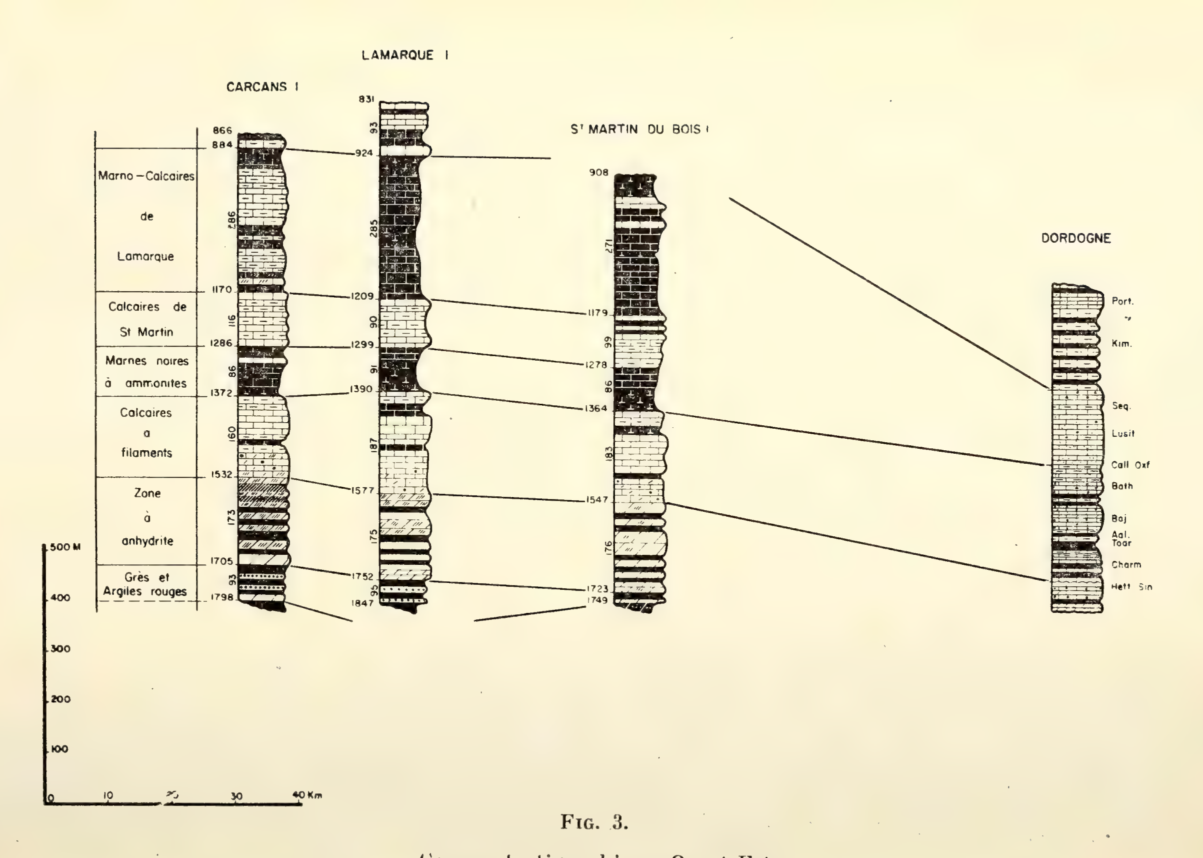


Fig. 3.

Coupe stratigraphique Ouest-Est
passant par les forages de Carcans 1, Lamarque 1, Saint-Martin-du-Bois 1.

se développent considérablement dans le Centre (Bouglon) et le Sud (Roquefort), puisqu'ils atteignent alors plus de 400 m.

Lithologiquement, on peut définir à l'intérieur de la formation quatre unités que nous décrirons ainsi de bas en haut :

1° L'unité inférieure, ou *unité d*, forme, à la base, transition avec la zone à anhydrite. Les bancs de dolomie tachetée d'anhydrite y sont fréquents, mais diminuent rapidement d'importance vers le haut au profit de calcaires dolomitiques, localement micropseudoolithiques, gris à beige, et de calcaires microcristallins à débris d'Echinodermes et de Pélécypodes avec de fines intercalations d'argiles noires. On note également des calcaires gréseux. Le lignite, que l'on rencontre parfois dans la partie inférieure de cette unité, disparaît vers le haut et fait place à la glauconie.

La faune de l'*unité d* est représentée par les débris d'organismes précités et par une microfaune très pauvre. Fort heureusement, le sommet de cette formation a fourni à Roquefort une belle faune d'Ammonites où figurent notamment *Amaltheus margaritatus* et *Paltopleuroceras spinatum* (Cuvillier, 1951). Le sommet de l'*unité d* est donc indubitablement d'âge domérien. Aucun autre élément ne permet encore de dater la base de la formation.

2° L'*unité c* est constituée par un niveau marneux noir qui se retrouve en surface avec une riche faune toarcienne d'Ammonites pyriteuses au Nord, ou de Posidonomies en Pays basque (Gubler et de Charpal, 1955). C'est dans cette formation qu'apparaissent, à notre connaissance, les premiers « filaments », encore peu nombreux et de petites tailles, accompagnés de rares Foraminifères.

Rappelons à ce sujet que la nature de ces organismes, largement répandus dans le domaine mésogéen (Colom, 1955), est sujette à discussion, certains auteurs estimant qu'il s'agit de test de Mollusques (Colom, 1955), d'autres de sections de Ptéropodes (Reichel, *in* de Charpal, 1955), d'autres encore d'Algues filamenteuses (Cuvillier, 1951). Les roches qui les renferment sont décrites dans la littérature comme « calcaire à débris de filaments d'algues », « calcaire à *Halobia* », « calcaire à *Posidonomya* » ou « calcaire à Ptéropodes ». N'ayant pas d'arguments nouveaux pour éclaircir ce problème, nous évitons de prendre parti en désignant ces organismes énigmatiques sous le nom simple et descriptif de « filaments ».

3° L'*unité b* est composée d'une masse calcaire beige à

blanchâtre, plus compacte à la base. Au microscope, il s'agit d'un calcaire microcristallin à petits débris, contenant de nombreux filaments et des pseudo-oolithes argileuses. Cet ensemble ne nous a pas fourni de faune déterminable, mais il représente certainement, de par sa position stratigraphique et par comparaison avec les séries observées en Vendée, l'Aalénien sous forme réduite et le Jurassique moyen (Bajocien et Bathonien).

4° L'*unité a* forme transition entre l'unité b fortement calcaire (80 à 90 p. 100 de CO_3Ca) et les marnes de la formation suivante : il s'agit de calcaires argileux finement cristallins, alternant avec des bancs de marnes. C'est au sommet de cette unité que disparaissent les filaments. La faune peut être localement assez riche et elle a fourni, dans le Nord : *Ochetoceras subclausum, O. hispidum, Perisphinctes* sp., *P. Alligaticeras* cf. *colubrinus* dans la partie supérieure, puis *Hecticoceras* gr. *pinctatum* et *H.* cf. *schloenbachi* vers la base de l'unité (1). On voit ainsi que l'*unité a* représente le Callovo-Oxfordien et la base de l'Argovien bien que son épaisseur soit assez réduite.

Du point de vue sédimentaire, les calcaires à filaments débutent en milieu lagunaire à sublagunaire, mais ils passent rapidement au milieu marin au cours de *l'unité d*. Ce milieu, que nous ne quitterons plus jusqu'au sommet du Jurassique, subit des variations mineures; néritique supérieur et moyen au début, il passe rapidement au domaine néritique inférieur qui domine durant tout le Lias supérieur, le Jurassique moyen et la plus grande partie du Jurassique supérieur.

Notons enfin que, grâce à la découverte de belles faunes d'Ammonites en subsurface, l'extension stratigraphique des filaments est ainsi bien délimitée dans le Nord de l'Aquitaine, du Toarcien inclus à l'Argovien inférieur. C'est une donnée importante pour dater des séries qui ne contiennent en général qu'une microfaune très pauvre et peu caractéristique.

MARNES NOIRES A AMMONITES

C'est la formation la plus aisément reconnaissable et la plus régulière en subsurface, tant au point de vue lithologique qu'à celui de son épaisseur. Présente en surface seulement en

---

(1) Les déterminations des Ammonites ont été effectuées par M. H. Tintan, de l'Université de Dijon.

Vendée où sa puissance est d'une quarantaine de mètres, elle se développe progressivement vers le centre du Bassin, passant de 75 m à Rochefort et 90 m dans les forages du Nord, à 130 m à Bouglon-Sainte-Marthe et Roquefort.

Lithologiquement, il s'agit de marnes noires ou gris foncé, généralement fissiles, d'une teneur moyenne en CO_3Ca de l'ordre de 45 p. 100. On assiste toutefois, dans la région de Bouglon, à une importante élévation de la teneur en carbonate. Ce phénomène se retrouvera au cours de tout le Jurassique supérieur dans la partie Centre-Est du Bassin.

Les marnes noires à Ammonites fournissent assez régulièrement des Céphalopodes qui ne sont malheureusement pas toujours déterminables. Les forages du Nord nous ont donné : *Ochetoceras marantianum, Streblites* sp., *Gregoryceras* sp., *Perisphinctes* (Biplices) sp., *Trimarginites* sp. Les forages du centre ont montré des Oppelidés vraisemblablement argoviens. La formation peut donc être considérée comme représentant l'Argovien supérieur et le Rauracien.

La présence de ces faunes d'Ammonites, l'absence de tout élément grossier et la texture même de la roche, suggèrent que nous sommes ici en présence d'un sédiment formé dans les zones néritique inférieure ou bathyale. C'est vraisemblablement, de tout le Jurassique, le sédiment dont l'origine est la plus profonde, ce qui explique la régularité de son épaisseur et de sa composition.

CALCAIRE DE SAINT-MARTIN ET MARNO-CALCAIRE DE LAMARQUE

Ces deux formations, dont la seconde repose sur la première, doivent être envisagées ensemble; elles sont en effet très similaires et peuvent ne pas toujours être distinguées. Ces formations sont représentées dans tous les forages étudiés ici, mais l'extrême sommet des marno-calcaires de Lamarque manque déjà, par érosion, à Saint-Martin-du-Bois. L'épaisseur globale de ces formations est de 370/400 m dans le Nord, et de 500 m dans le Centre.

La lithologie de ces deux formations est de même type et il est en général impossible d'en fixer la limite commune sur un simple examen de cuttings. Seuls les logs électriques permettent de déterminer cette limite de façon précise.

Dans le Nord, les calcaires de Saint-Martin sont formés de

calcaires microcristallins et de calcaires argileux gris à gris beige, d'une teneur moyenne en CO_3Ca de l'ordre de 80 p. 100. Les marno-calcaires de Lamarque sont plus argileux, la teneur moyenne oscillant entre 65 et 70 p. 100. Les bancs marneux (à 60 p. 100 environ de CO_3Ca) ne sont pas rares, notamment au tiers inférieur de cette série. Dans le centre, cette distinction ne peut se faire; l'ensemble de la série est plus calcaire. On assiste, de plus, à une dolomitisation de la partie moyenne de la série : peu importante à Mano où elle ne se manifeste que par quelques bancs faiblement dolomitisés, elle se développe considérablement vers l'Est, montrant à Bouglon-Sainte-Marthe d'importantes passées de dolomies grenues et vacuolaires, rousses, brunâtres ou jaunâtres.

Du point de vue paléontologique, les calcaires de Saint-Martin ne nous ont jamais fourni de faune, sauf quelques spores, pollens et Dinoflagellés. A la partie supérieure des marno-calcaires de Lamarque, on trouve en général de petits *Ostreidae (Exogyra)* ainsi qu'un bon niveau repère constitué par *Pseudocyclammina sequana* (MERIAN). Cette faunule est complétée par l'apparition d'*Haplophragmium suprajurassicum* SCHWAGER qui se poursuit dans la formation suivante. Les pollens sont localement abondants, les Dinoflagellés toujours rares. Quelques Ammonites ont été recueillies dans la partie moyenne des marno-calcaires de Lamarque : *Perisphinctes (Ataxioceras)* cf. *lothari*, puis un peu plus haut *Streblites (Neochetoceras)* gr. *steraspis*.

Ces quelques données paléontologiques nous conduisent à admettre qu'au moins les deux tiers supérieurs des marno-calcaires de Lamarque appartiennent au Kimmeridgien. La limite inférieure du Kimmeridgien est actuellement impossible à placer de façon précise. Il est possible que les calcaires de Saint-Martin et la base des marno-calcaires de Lamarque représentent le Séquanien, mais cette hypothèse reste à vérifier et à préciser.

L'ensemble des deux formations révèle, du point de vue sédimentaire, une origine dans un milieu calme, sans apport d'aucun élément grossier. La faune, cependant, n'indique pas un milieu profond, mais plus probablement à la limite néritique inférieur et moyen. Il est dès lors raisonnable d'admettre une sédimentation au large d'une côte plate, sur un shelf de grande étendue et soumis à une subsidence lente et régulière. Vers l'Est du Bassin, il est possible que l'influence de la côte se soit fait sentir de façon plus sensible, mais nous possédons

encore trop peu de données pour pouvoir interpréter avec quelques chances d'exactitude la série dolomitique de Bouglon.

CALCAIRES A *LITUOLIDAE*

Les calcaires à *Lituolidae,* qui surmontent les marno-calcaires de Lamarque, ne sont représentés dans leur totalité qu'au forage de Mano. Partout ailleurs il sont plus ou moins fortement érodés et recouverts par le Crétacé supérieur transgressif, jusqu'à disparition totale à Saint-Martin-du-Bois, où le Crétacé supérieur repose, comme nous l'avons vu, directement sur les marno-calcaires de Lamarque. Les calcaires à *Lituolidae* ont dû être une formation épaisse, puisque, malgré l'érosion, il en reste 250 m à Bouglon-Sainte-Marthe, et qu'à Mano, où ils ne sont pas érodés, ils atteignent 375 m.

Cette formation est très homogène et se compose de calcaires microcristallins gris foncé et de petits lits de marnes gris-brunâtre foncé. La teneur moyenne en carbonate est de 80/85 p. 100. Des traces de dolomie ont été rencontrées à Bouglon et à Mano, ainsi que quelques mouchetures d'anhydrite, d'origine secondaire, dans ce dernier puits. Il est très difficile, sinon impossible, d'établir la limite inférieure des calcaires à *Lituolidae* par un simple examen lithologique, cette formation étant, on le voit, très proche des formations précédentes; seule une étude combinée : lithologie-paléontologie-mesures électriques permet d'obtenir des corrélations satisfaisantes.

Les calcaires à *Lituolidae* fournissent régulièrement à leur base de petits *Ostreidae* semblables à ceux que nous avons déjà rencontrés au sommet des marno-calcaires de Lamarque, associés à *Haplophragmium suprajurassicum* Schwager. Ce dernier fossile disparaît au tiers inférieur, alors que les *Exogyra* se poursuivent jusqu'à la moitié environ de la formation. On trouve enfin plusieurs *Lituolidae* dont le plus caractéristique, *Pseudocyclammina virguliana* Koechlin, s'étend sur presque toute la formation, et de rares Ostracodes. Les spores et pollens sont assez fréquents. Les données précédentes et la comparaison avec les séries de surface nous conduisent à admettre que l'ensemble des calcaires à *Lituolidae* appartient au Kimmeridgien.

Le régime sédimentaire qui a présidé au dépôt de cette formation n'a pratiquement pas varié depuis les formations précédentes. On doit noter, cependant, que ce régime s'étend

maintenant aux séries de surface, alors qu'il était précédemment limité au domaine de l'actuelle subsurface.

DOLOMIE DE MANO

Cette formation n'a été trouvée qu'à Mano, où elle se développe sur 350 m. Elle est évidemment assez mal connue, ayant été forée en perte totale de circulation avec carottage tous les 60 m environ. Il est possible que ce soit cette formation qui ait été trouvée sous les argiles bariolées par certains

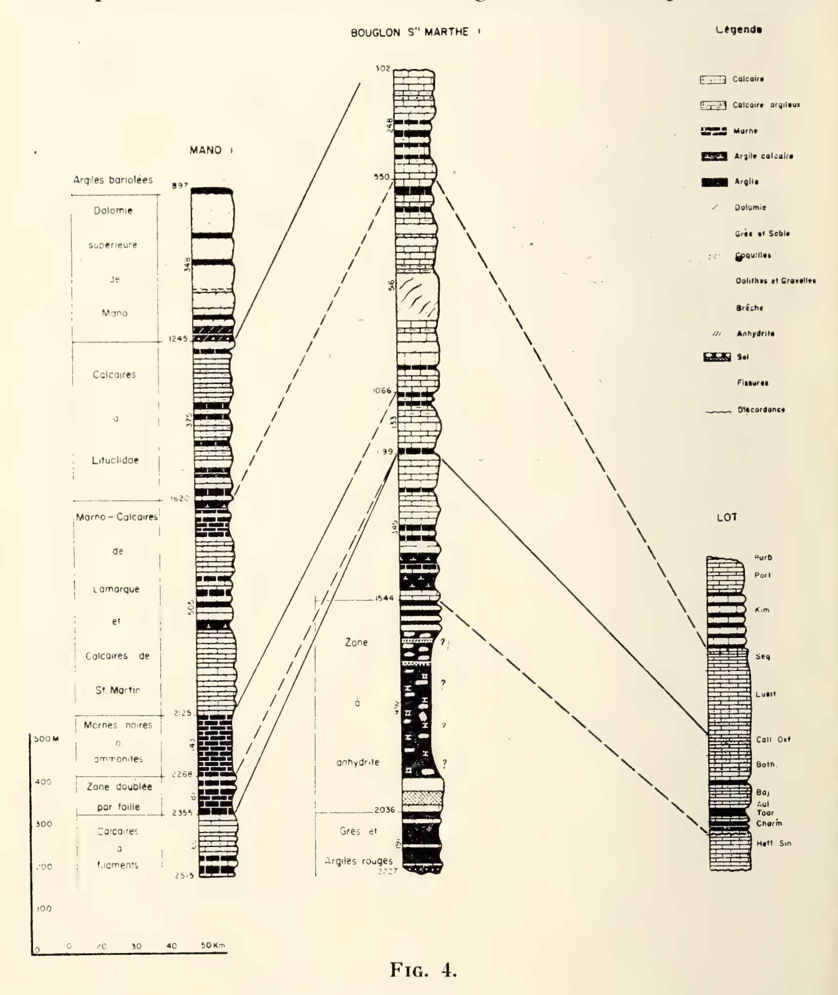


FIG. 4.

Coupe stratigraphique Ouest-Est
passant par les forages de Mano 1, Bouglon-Sainte-Marthe 1.

forages de l'Ouest du Bassin (Parentis, Pontenx, Mothes, Liposthey), mais ils ont pénétré trop peu avant dans le Jurassique pour permettre des corrélations valables.

La dolomie de Mano est constituée par une dolomie gris-brunâtre finement cristalline. On trouve à la base une zone de brèche argileuse à éléments dolomitiques. Dans la région de Mothes-Parentis, des dolomies fines à microcristallines alternent avec des calcaires de même texture et localement des calcaires oolithiques; on note parfois des traînées d'anhydrite dans la roche.

La dolomie de Mano n'a fourni aucun fossile. Dans l'Ouest, les couches attribuées hypothétiquement à cette formation ont fourni *Spirocyclina infravalenginiensis* SCHLUMBERGER, *Clypeina jurassica* FAVRE et *Favreina cuvillieri* BRONNIMANN, organismes du Jurassique terminal. La dolomie de Mano représente donc très vraisemblablement le Portlandien, sans qu'il soit possible d'en préciser la limite inférieure.

Du point de vue sédimentaire, cette formation marque la fin du cycle jurassique et le retour de conditions lagunaires que nous avions déjà vues à la base du Lias. Ce retour a pu se faire assez brutalement, ainsi qu'en témoigne la brèche située à la base de la formation, mais il peut s'agir là d'un simple phénomène local intraformationnel et les données ne sont pas encore assez nombreuses pour pouvoir interpréter correctement cette brèche. Retenons simplement l'importance de ces dépôts lagunaires au Jurassique terminal.

ARGILES BARIOLÉES

C'est la dernière formation du Jurassique. Elle a été reconnue pour la première fois en subsurface à Mano, où sous la forme d'argiles calcaires bariolées, surtout rougeâtres, elle se présente sur une épaisseur de 12 m. Elle a été retrouvée dans l'Ouest sous forme d'argiles calcaires vertes, parfois fortement dolomitisées si c'est le cas des formations adjacentes, parfois aussi localement bréchiques. Vers le Sud (Pontenx), son épaisseur paraît légèrement augmenter.

Les argiles bariolées ont fourni des microfaunes assez pauvres, comme l'ensemble du Jurassique, mais assez constantes, d'Ostracodes et d'Oogones de Characées. On y a notamment trouvé *Cypridae laevigata* DUNKER, *C. df. pumila* ANDERSON, *Pseudocypridina* sp., *Cytheropteron* (?) ainsi que *Clava-*

FORMATIONS	MANO 1	BOUGLON 1	CARCANS 1 LAMARQUE 1 St MARTIN 1	COTE ATLANTIQUE	NIORT COGNAC	CHARROUX ANGOULEME	MONTBRON ANGOULEME	VALLÉE DE L'ISLE	VALLÉE DE LA DORDOGNE	VALLÉE DU LOT	VALLÉE DE L'AVEYRON	ZONES D'AMMONITES	ETAGES	
ARGILES BARIOLÉES	ARG. BAR. *CHARACÉES*			ARG. GYPSEUSE & GRES *OSTRACODES*					DOLOMIE & ARGILES VERTES			*OSTRACODES*	PORTLANDIEN	PURBECKIEN
DOLOMIE DE MANO	DOLOMIE			CALCAIRE & CALCAIRE GRÉSEUX *PSEUDOCYCLAMMINA*					CALCAIRE & DOLOMIE *PSEUDOCYCLAMMINA*			*G. GIGAS*		INFÉRIEUR
CALCAIRES A LITUOLIDAE	*HUÎTRES*			CALC. ARG. & MARNES A *PS. VIRGULIANA*					CALCAIRE ARGILEUX & MARNES A *HUÎTRES* *PSEUDOC. VIRGULIANA* BRÈCHES			*A. ORTHOCERA*	KIMMÉRIDGIEN	VIRGULIEN
MARNO-CALCAIRES DE LAMARQUE	CALC. ARG. *PSEUDOCY. SEQUANA*	CALC. ARG. DOLOMIE *PS. SEQUANA*		CALCAIRE GRAVELEUX *PS. PERSONATA*					*CHARACÉES*			*R. CYMODOCE*		PTÉROCÉRIEN
CALC. DE St MARTIN			CALCAIRE ARGILEUX	RÉCIF	*PSEUDOCYCL. SEQUANA*			CALCAIRE ARGILEUX & CALCAIRE GRAVELEUX *PSEUDOCYCLAMMINA SEQUANA & VALVULINELLA*				*P. ACHILLES*	LUSITANIEN	SÉQUANIEN
MARNES NOIRES A AMMONITES	MARNES NOIRES			CALCAIRES ARGILEUX		RÉCIF	CALCAIRES GRAVELEUX A OOLITHES DISPERSÉES					*P. BIMAMMATUM*		RAURACIEN
CALCAIRES A FILAMENTS — UNITÉ A	CALCAIRES ARGILEUX & MARNES *FILAMENTS* *AMMONITES*			MARNES & CALC. ARGILEUX *SPONGIAIRES*								*P. TRANSVERSARIUM*		ARGOVIEN
							TROCHOLINA - VALVULINELLA					*C. CORDATUM* *P. ATHLETA*	OXFORDIEN	
												R. ANCEPS *M. MACROCEPHALUS*	CALLOVIEN	
UNITÉ B	CALCAIRES ARGILEUX *FILAMENTS*						CALCAIRES GRAVELEUX OU OOLITHES *TROCHOLINA*						BATHONIEN	SUPÉRIEUR
							CALCAIRES MICROCRISTALLIN OU BRÈCHES *CHARACÉES* *OSTRACODES*		LIGNITE					INFÉRIEUR
							CALCAIRES OOLITHIQUES & DOLOMIES						BAJOCIEN	
						?	CALCAIRES ARGILEUX & MARNES						AALÉNIEN	
UNITÉ C	MARNES NOIRES A *LAGENIDAE*								*POSIDONOMYA*				TOARCIEN	
UNITÉ D		CALCAIRES GRÉSEUX A *ECHINIDES* ET MARNES A *LAGENIDAE*											CHARMOUTHIEN	DOMÉRIEN
?–?–?														PLIENSBACHIEN
ZONE A ANHYDRITE		ANHYDRITE	ANHYDRITE	CALCAIRES MICROCRISTALLINS, OOLITHIQUES & DOLOMIES									SINÉMURIEN-HETTANGIEN	
		DOLOMIE SEL	DOLOMIE	GRÈS ET ARGILES A VÉGÉTAUX									HETTANGIEN-RHÉTIEN	

FIG. 5.

Tableau de corrélations des unités stratigraphiques de surface et de subsurface dans le Nord du Bassin d'Aquitaine.

tor reidi GROVES et *Atopochara* sp. L'ensemble de ces formes montre que nous sommes en présence des couches de passage du Jurassique au Crétacé (PURBECK et [ou] WEALDIEN). Cette faune, jointe aux autres caractères de la formation, indique un dépôt d'origine saumâtre ou lacustre qui précède la transgression du Crétacé basal.

CONCLUSIONS

Nous avons très brièvement présenté, au cours de ce travail, une vue synthétique des séries jurassiques affleurant sur la bordure septentrionale et de celles rencontrées par les forages situés dans la partie Nord du bassin.

Pour corréler ces deux groupes entre eux, nous avons tenté d'utiliser toutes les données présentes. Outre les observations purement lithologiques, ce sont surtout les observations microscopiques et les faunes d'Ammonites qui nous ont permis d'arriver à ce premier résultat. D'ores et déjà, ainsi que le montre le tableau de corrélation, nous avons réussi à préciser de nombreux points et même à dater de façon précise un certain nombre de formations. L'étude détaillée du Lias et du Jurassique moyen permettra d'améliorer encore les résultats présents. Au-dessus du Rauracien, toutefois, les séries de subsurface sont beaucoup plus monotones, les macrofaunes exceptionnelles, les microfaunes assez pauvres et encore un peu imprécises. Il en résulte une certaine part d'hypothèse sur la limite des étages, mais le point qui, à notre avis, reste le plus énigmatique, est l'âge de la zone à anhydrite qu'on ne saurait actuellement rapporter avec certitude, faute d'éléments, soit au Trias, soit à l'Infralias. Des études en cours, plus détaillées et portant sur des techniques récentes, permettront peut-être de lever cette incertitude prochainement.

L'analyse des séries de subsurface nous montre un remarquable exemple de cycle sédimentaire. Débutant par les dépôts lagunaires de la zone à anhydrite, elles se poursuivent par un approfondissement, irrégulier certes dans le détail, mais pro-

gressif à l'échelle de la période jurassique, qui atteint son maximum à la base du Jurassique supérieur. Le phénomène inverse se produit alors et, après un important dépôt de sédiments sur le plateau continental, on assiste au retour assez brutal du régime lagunaire et même lacustre.

L'étude comparative des séries de surface montre une certaine ressemblance des séries liasiques et du Jurassique très supérieur, tandis que de notables différences apparaissent dans l'intervalle. Les séries de surface du Nord (Vendée) sont les plus proches des séries de subsurface, tandis que les affleurements de l'Est (Aveyron) en sont, au contraire, très différents. On doit admettre une assez grande uniformité au début et à la fin du cycle jurassique, époques pendant lesquelles la partie centrale du bassin n'était pas encore (Charmouthien-Toarcien) ou n'était déjà plus (Kimmeridgien-Portlandien) fortement individualisée et où les dépôts peu profonds ont prévalu sur l'ensemble de la surface considérée. Au Jurassique moyen et durant la moitié environ du Jurassique supérieur, on assiste, au contraire, à la nette différenciation d'un domaine central plus profond à sédimentation argilo-calcaire calme, et d'un domaine périphérique dans lequel les sédiments carbonatés de type peu profond prédominent avec, localement, des épisodes récifaux, voire même laguno-lacustres.

L'ensemble des données actuelles nous conduit à envisager un vaste bassin jurassique qui a pu être étudié sur ses bordures à partir des affleurements, tandis qu'un certain nombre de forages nous ont montré la stratigraphie de sa partie profonde.

BIBLIOGRAPHIE

ABRARD (R.). — Les relations du Bassin de Paris et du Bassin aquitanien pendant le Lias. *C. R. Ac. Sc.*, 1944, **218**, 563-565.

ABRARD (R.). — Géologie de la France. Payot, édit., Paris, 1948.

ARSICAULT (G.). — Observations sur les « Sables infraliasiques des Deux-Sèvres. *B. S. G. F.*, 1953 (6), **3**, 35-41.

BERGOUGNOUX (F. M.). — Mode de formation des bancs calcaires dans le Bathonien des environs de Gramat (Lot). *C. R. Somm. S. G. F.*, 1946, 118-120.

BERGOUGNOUX (F. M.). — Observations sur le Kimmeridgien de la feuille de Cahors 1/80.000ᵉ. *Bull. Serv. Carte Géol. France,* 1946, **46**, n° 221, 179-185.

BLEICHER (G.). — Sur l'horizon marin et fluvio-lacustre de l'oolithe inférieur du Midi de la France. *B. S. G. F.*, 1872 (2), **29**, 298.

BOISSE DE BLACK (Y.). — Le Détroit de Rodez et ses bordures cristallines. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, 1933, **36**, n° 188, 310 p.

BOURCART et RICOURT. — Essai sur les conditions de sédimentation des niveaux salifères du Trias. *Cong. Géol. Int. Alger,* 1952, section 13, fasc. 13, pp. 35-47.

BUTEL (P.). — Note préliminaire sur les zones paléontologiques du littoral jurassique de la Vendée. *C. R. Somm. S. G. F.*, 1935, p. 230.

BUTEL (P.). — La Carrière de Coubaron, près Velluire. Considération sur le Callovien de la Vendée. *C. R. Somm. S. G. F.*, 1938, 511-516.

BUTEL (P.). — Révision de la feuille des Sables-d'Olonne au 80.000ᵉ. Le Lias et le Jurassique sur le littoral. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, 1951, **49**, n° 232, 97-107.

CARPENTIER (A.). — Sur les végétaux infraliasiques des environs de Niort. *C. R. Aca. Sc.*, 1941, **212**, p. 171.

CARPENTIER (A.). — Les flores infraliasiques des Deux-Sèvres et de la Vendée. *Ann. Pal.*, 1947-1949, **33-35**.

CAYEUX (L.). — Les Roches sédimentaires de France. Roches carbonatées. Masson & Cⁱᵉ, édit., Paris, 1935.

CHARPAL (O. DE). — Le Jurassique et le Crétacé inférieur en bordure du massif Baigourra-Labourd (Basses-Pyrénées). Dipl. E. Sup., Faculté de Bordeaux, 1955.

COLOM (G.). — Jurassic-Cretaceous pelagic sediments of the western mediterranean zone and the atlantic area. *Micropaleontology*, 1955, vol. 1, n° 2, pp. 109-124.

CUVILLIER (J.). — Le Muschelkalk du grand forage de Roquefort (Landes). *C. R. Somm. S. G. F.*, 1950, p. 146.

CUVILLIER (J.). — Corrélations stratigraphiques par microfacies en Aquitaine occidentale. E. F. Brill, édit., Leiden, 1951.

CUVILLIER (J.). DUPOUY-CAMET (J.) et SACAL (V.). — L'anticlinal de Roquefort-des-Landes et les pointements crétacés de Créon-Saint-Julien. *B. S. G. F.*, 1941, (6), **1**, 553-584.

CUVILLIER (J.). — Niveaux repérés à Algues calcaires dans la stratigraphie d'Aquitaine. *Cong. Géol. Int. Alger,* 1952, section 13, fasc. 13, pp. 127-130.

DERIBÉRÉ (M.). — Sur un nouveau gisement en place de l'Aalénien dans le détroit de Poitiers. *C. R. Somm. S. G. F.*, 1945, pp. 27-29.

FOURNIER (E.). — Le Permien, le Trias et le Jurassique de la feuille de Cahors. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, 1896, **8,** n° 51, 16 p.

GÈZE (B.). — Révision des feuilles de Cahors et Montauban au 1/80.000e. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, 1943, **54,** n° 212, 259-263.

GÈZE (B.), DURAND-DELGA (M.) et CAVAILLE (A.). — Cycles sédimentaires et épisodes tectoniques d'âge secondaire dans les Causses Méridionaux du Quercy. *C. R. Ac. Sc.*, 1947, **224,** 133-135.

GÈZE (B.). — Sur la tectonique des Causses du Quercy. *B. S. G. F.*, 1954 (6), **4,** 453-466.

GILLARD (P. A.). — Contribution à l'étude du Lias de la feuille de Poitiers. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, 1938, **39,** n° 197, 269-276.

GILLARD (P. A.). — Observations stratigraphiques sur le Toarcien supérieur du Détroit de Poitiers. *B. S. G. F.*, 1939 (5), **9,** 599-609.

GILLARD (P. A.). — Sur quelques végétaux infraliasiques de la cote 214, Hiesse (Charente). *C. R. Somm. S. G. F.*, 1943, p. 153.

GLANGEAUD (P.). — Le Jurassique à l'Ouest du plateau Central. Contribution à l'étude des mers jurassiques dans le Bassin d'Aquitaine. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, 1895, **8,** n° 50, 255 p.

GLANGEAUD (P.). — Le Portlandien du Bassin d'Aquitaine. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, 1899, **10,** n° 62, 38 p.

GUBLER (Y.) et CHARPAL (O. DE). — Une coupe du Jurassique supérieur au Pays Basque (région de Cambo à Saint-Esteben, feuille de Bayonne, Mauléon, Orthez). *C. R. Somm. S. G. F.*, 1955, pp. 132-135.

GUBLER (Y.). — Orientation actuelle des méthodes d'analyses appliquées à la stratigraphie. *Revue I. F. P.*, 1956, vol. XI, n° 1, pp. 3-21.

HLAUSCHEK (H.), SERONIE-VIVIEN (R. M.) et VIGNEAUX (M.). — Géologie de la région périgourdine. Etudes géologiques en Périgord. A. F. T. P., section Sud-Ouest, 1953, 6e cahier de C. R. des réunions géologiques, 10 p.

KRAUFT (F.). — Quelques remarques concernant des grès liasiques de la région de Rochechouart (Haute-Vienne). *C. R. Somm. S. G. F.*, 1949, pp. 109-111.

LACOSTE (J.). — Sur la lacune du Callovien inférieur de la Vendée. *C. R. Somm. S. G. F.*, 1927, pp. 106-107.

LAPEYRÈRE (J.). — Etude sur le puits artésien de Rochefort-sur-Mer. Thèse Doct., Fac. Médecine de Montpellier, 1872.

LAMARE (P.). — A propos du Trias rencontré dans le forage de Roquefort-des-Landes. Observations à la note de MM. J. CUVILLIER, J. DUPOUY-CAMET et V. SACAL. *C. R. Somm. S. G. F.*, 1952, pp. 211-212.

LEFAVRAIS-RAYMOND (A.). — Le Pliensbachien du Lot. *C. R. Somm. S. G. F.*, 1950, pp. 147-148.

MATHIEU (G.). — Relation entre la paléogéographie du Jurassique et les failles tertiaires dans la région vendéenne (Vendée, Deux-Sèvres, Maine-et-Loire). *B. S. G. F.*, 1948 (5), **18,** 467-491.

MOURET (G.). — Note sur le terrain oolithique des environs de Brive. *Journ. d'Hist. Nat. de Bordeaux et du Sud-Ouest*, 1886, p. 85; 1887, p. 123.

PAYARD (J. M.). — La Faune de foraminifères du Lias supérieur du Détroit Poitevin. L'Union, édit., Poitiers, 1947, 255 p.

RÉGNIER (M.). — Observations sur les Ostracodes du Jurassique d'Aquitaine. Dipl. E. Sup., Faculté de Bordeaux, 1955.

SITTLER (C.). — Présence de formes pelliniques dans quelques sédiments du Kimmeridgien en France. *C. R. Somm. S. G. F.*, 1954, pp. 338-341.

SZAKALL (V.) et MARQUIS (C.). — Un niveau à microfaune dans le Lias de Caylus (Tarn-et-Garonne). *C. R. Somm. S. G. F.*, 1949, p. 97.

THÉVENIN (A.). — Etude géologique de la bordure Sud-Ouest du Massif Central. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, 1903, **14,** n° 95.

BRÈVE REVUE DES RECHERCHES EFFECTUÉES PENDANT LES ANNÉES 1953-1954-1955 AU LABORATOIRE DE BIOLOGIE ANIMALE P. C. B. - S. P. C. N.

Par J.-J. Bounhiol

ORIENTATION GÉNÉRALE DES RECHERCHES

Les recherches poursuivies au Laboratoire pendant ces trois années ont continué à porter sur :

I. — Le déterminisme des métamorphoses des Amphibiens et des Insectes;

II. — La diapause;

III. — Les facteurs alimentaires et métaboliques préparant la métamorphose des insectes, en particulier l'élaboration et l'émission de la soie.

I

A. — Métamorphose des Amphibiens

Des expériences sur la métamorphose des Amphibiens ont été mises en train fin 1953 pour mettre à l'épreuve des agents biochimiques nouveaux utilisés pour le freinage de l'activité de la glande pituitaire chez les Mammifères (Paraoxypropiophénone en particulier).

Les espèces traitées, *Alytes obstetricans* et puis *Rana dalmatina* se sont comportées de façon analogue. Une prolongation appréciable de l'état larvaire a été constatée (publication n° 57).

Les expériences ont été reprises en 1955 sur les mêmes espèces, en tenant compte de l'incidence des facteurs externes, photopériode en particulier, et en employant d'autres produits neutralisateurs de la sécrétion pituitaire, œstrogènes spéciaux, etc.

Les tweens, d'abord utilisés comme solubilisants de certains produits insolubles dans l'eau des bacs d'élevage, se sont révélés personnellement actifs (inédit).

B. — Métamorphose des Insectes

Le programme des recherches sur la métamorphose des Insectes a été influencé par les progrès réalisés ces dernières années dans l'étude de la *neurosécrétion.*

1° *Neurosécrétion.* — Préludant à l'expérimentation, l'inventaire des tissus neurosécréteurs chez *B. mori* a été réalisé, et la chronologie de leur activité a été notée. (En collaboration avec Arvy et Gabe, publications n°s 54 et 55.)

Trois systèmes neurosécréteurs existent dans la région céphalique pendant toute l'existence de *B. mori :* un, restreint, dans le ganglion frontal, un dans la *pars intercerebralis,* un dans le ganglion sous-œsophagien.

Le premier et le dernier, dont les rôles sont encore obscurs, semblent fonctionner de façon continue, sans alternance de charge et de décharge.

Dans la *pars intercerebralis, au contraire,* pendant le premier tiers de chaque stade d'intermue, se produit une phase d'accumulation dans les cellules neurosécrétrices, d'une substance acidophile colorable par Azocarmin ou par hématoxyline chromique (Gomori), suivie d'une phase de décharge avec cheminement le long des nerfs cérébro-cardiopharyngiens-allates.

Au dernier âge larvaire et pendant le stade nymphal, la substance pénètre dans les C. C. P. et les C. A., ce qui, pour ce dernier organe, n'avait pas encore été décrit.

Peu après la mue nymphale, des cellules neurosécrétrices de chaque *pars lateralis* se différencient et se chargent, mais ne paraissent pas émettre leur produit de sécrétion par voie axonale.

Chez l'imago, seule la femelle présente une activité neurosécrétrice avec cheminement peu avant la ponte.

Parmi les constations les plus saillantes, il faut noter que la substance colorable s'infiltre entre les cellules des C. C. P. et des C. A. , mais ne s'observe pas dans ces cellules. Dans les cellules des C. C. P., on remarque, à la même époque, l'apparition d'inclusions colorables par la phloxine. Cette sécrétion est-elle provoquée par le contact de la substance acidophile venue de la *pars intercerebralis,* ou n'en est-elle que la transformation ?

La chronologie des phénomènes histologiques se superpose de façon satisfaisante avec la chronologie des phénomènes physiologiques déterminés antérieurement par des expériences (âge critique de la décérébration chez la chenille « mûre » adulte, âge critique pour l'amputation de la région antérieure de la chrysalide, etc.

Comme cela a été découvert chez les Paléoptères par Arvy et Gabe, on constate chez *B. mori* aussi un accroissement volumétrique des C. C. P. et des C. A. au moment du cheminement de la substance neurosécrétrice intercérébrale, mais cet accroissement serait plutôt dû à la croissance des cellules de ces organes qu'à leur écartement - espacement par la substance infiltrée.

L'ablation des C. A. au dernier âge larvaire n'ayant pas d'influence sur la mue nymphale ni sur la mue imaginale, la sécrétion protocérébrale n'agit peut-être sur le C. A. que pour en bloquer l'activité ou en neutraliser la sécrétion juvénilisante.

Ayant remarqué depuis plusieurs années, à l'état vivant, des structures blanchâtres dans le cerveau de la chenille de *B. mori*, J.-J. Bounhiol avait pensé qu'elles représentaient des cellules neurosécrétrices dans le cerveau de la chenille de *B. mori*, ce qui a reçu deux confirmations :

a) La localisation et le nombre de ces structures correspondent à la localisation et au nombre des cellules neurosécrétrices observables sur les coupes fixées;

b) Expérimentalement, les essais réalisés par divers procédés pour supprimer électivement ces structures, s'ils ne lèsent pas uniquement les cellules neurosécrétrices, ont permis néanmoins de constater, sur des coupes pratiquées quelques jours ou quelques semaines après, dans le cerveau des opérés, la désorganisation, la disparition des cellules neurosécrétrices. Des croquis des structures relevés lors de certaines opérations (unilatérales) sont remarquablement superposables aux aspects fournis par les coupes, tant pour les restes des cellules dégénérées que pour les éléments demeurés intacts (J.-J. Bounhiol, publication n° 60).

Des variations remarquables, dans l'équipement neurosécréteur des chenilles à développement anormal, ont été également observées par J. Lahargue (publication n° XI).

2° *Transmission des facteurs de métamorphose.* — L'existence d'un relai dans la transmission des facteurs de la mue et de la métamorphose émanés du cerveau est fortement suggérée par la comparaison des résultats des expériences suivantes :

Des ligatures ont été pratiquées soit entre la tête et le prothorax, soit entre le prothorax et le mésothorax, sur des Chenilles de *B. mori* et de *Lymantria dispar*, classées d'après une série de repères morphologiques ou physiologiques (publication n° 56).

Les vers, acéphalisés douze heures avant la mue nymphale, fournissent ultérieurement une forte proportion d'imagos acéphales.

Les larves acéphalisées au stade K (cocon terminé mais filage pouvant être continué) ne donnent que des rudiments de développement imaginal. Ceux acéphalisés un peu plus tôt, aux stades I-J pendant les dernières heures de filage, ne donnent même pas ces développements partiels.

La ligature entre tête et thorax permet la mue nymphale, mais jamais le développement imaginal.

La tête est donc nécessaire jusqu'à l'avant-dernier jour de la vie larvaire, tandis que le thorax reste indispensable encore pendant le début de la vie nymphale.

Or, dans la tête, ce n'est pas le cerveau qui est indispensable, comme l'ont montré des expériences antérieures. Réalisée au début du filage du cocon (J.-J. Bounhiol, 1952), la décérébration permet la succession normale de la mue nymphale et de la mue imaginale.

Un autre organe céphalique conservé par la décérébration, mais non par l'acéphalisation, serait donc nécessaire pendant un intervalle de temps de deux jours environ (pendant le filage).

L'ablation du ganglion frontal, celle des C. A., celle du ganglion sous-œsophagien, pratiquées à un âge beaucoup plus précoce (avant la montée et le filage), ainsi que l'ont indiqué des publications antérieures, n'empêchent pas les opérés de devenir imagos.

Il est donc possible que les corps cardiopharyngiens soient responsables des résultats expérimentaux constatés, idée renforcée par les aspects histologiques de cet organe : apparition de vacuoles phloxinophiles à la même époque (voir paragraphe précédent, page 2).

II

La diapause

Des expériences persévérantes antérieures (J.-J. Bounhiol, 1952) ont prouvé que la diapause embryonnaire de *B. mori* pouvait être supprimée artificiellement à chaque génération sans faire apparaître dans les élevages des troubles appréciables.

Une lignée de la race pure *Awojiku* bivoltine, élevée sans lui laisser réaliser de diapause depuis le début de 1950, a atteint, en 1953, sa dix-huitième génération.

Les vers de cette dix-huitième génération n'auraient dû être obtenus que pendant l'été 1958 si la diapause avait joué normalement dans cette race qui, par an, présente une génération de printemps suivie immédiatement d'une génération d'été (laquelle

pond des œufs diapausiques qui ne fourniront des chenilles qu'au printemps suivant).

En 1955, une dixième génération de *Gubbio* (race univoltine) fut obtenue de la même façon (avec un petit repos de quatre mois, en 1954, entre la quatrième et la cinquième générations) : elle n'aurait dû voir le jour normalement qu'en 1962 !

Avec l'aide de M. Moulinier nous avons voulu, d'autre part, réduire à un minimum, sans la supprimer, cette période de sommeil de l'embryon. Les pontes ont donc été soumises à des variations générales de température, comparables à celles subies par les pontes abandonnées dans la nature, c'est-à-dire à un estivage correspondant aux températures élevées de l'été, puis à un hivernage correspondant aux températures basses de l'automne et de l'hiver, avec réchauffement final (printemps) déclenchant le réveil de l'embryon et son développement. Sauf que le passage d'un régime à l'autre n'est pas aussi progressif et oscillatoire qu'il l'est dans la nature, les pontes ont été, en somme, soumises à des « saisons raccourcies » et diversement raccourcies : estivage court, hivernage court; estivage court, hivernage long, etc.

Les combinaisons minimales favorables pour obtenir de nombreuses éclosions sont (publication n° 58) :

Neuf semaines d'estivage + cinq semaines d'hivernage = quatorze semaines; 90 % d'éclosions.
Neuf semaines d'estivage + trois semaines d'hivernage = douze semaines; 25 à 50 % d'éclosions.

Dans ces expériences l'estivage s'est trouvé parfois réalisé en plein hiver (étuve) inversement pour les hivernages; l'incidence de ces discordances et les conséquences de la suppression complète de la diapause sur la biochimie de l'œuf sont étudiées par M. Moulinier.

III

Relations entre l'évacuation de la soie et l'accomplissement de la métamorphose chez les Lépidoptères

Partant de constatations faites par J.-J. Bounhiol après diverses opérations entraînant pour les vers à soie et autres chenilles opérés l'incapacité de filer (décérébrations, ablation du ganglion sous-œsophagien, etc.), une étude expérimentale spéciale a été suggérée à M. Amanieu pour établir dans quelles conditions et dans

quelle mesure l'évacuation de la fibroïne est nécessaire à l'accomplissement de la métamorphose.

Les expériences de rétention de la sécrétion séricique par cautérisation de la filière réalisées par certains auteurs ont été reproduites et précisées car elles ont été pratiquées sur des animaux nombreux, à des époques différentes, les uns nourris normalement, les autres plus ou moins sous-nourris. De plus, l'opération a été pratiquée sur des sujets ayant déjà éliminé plus ou moins de soie (quantité estimée d'après le poids de soie émise par les opérés, le poids des cocons des témoins-jeuneurs et celui des cocons de témoins normalement nourris). Un ver à soie en rétention peut résorber environ 50 à 60 p. 100 de la soie élaborée (fibroïne) sans que soit compromis pour cela l'achèvement du développement post-embryonnaire.

L'époque où les sujets en rétention commencent à manifester des troubles annonciateurs du blocage du développement semble correspondre assez régulièrement avec celle d'une déchirure des réservoirs distendus ou celle de la diffusion des substances qu'ils contiennent, à travers leur paroi rendue perméable ou lacunaire par l'histolyse nymphale.

Pour le vérifier, une opération nouvelle a été imaginée : la section des séricíductes dans des conditions telles qu'elle entraîne leur béance prolongée (publication n° IX) ; elle a permis de confirmer que c'était le retour dans l'hémocoele, très brutal, dans ce cas, des produits séricíques qui provoque ces troubles.

Enfin, M. Amanieu a reproduit les délicates extirpations des glandes séricigènes sur de jeunes chenilles que, seul jusqu'ici, Umeya (1926) avait réalisées. Il a même obtenu une plus grande proportion (87 %) de nymphes et de Papillons viables que l'auteur japonais.

Le développement de ces opérés est normal jusqu'à la fin de la vie larvaire. A ce moment, tandis que les témoins s'apprêtent à filer, les opérés grossissent considérablement en taille et en poids. Les substances que prélèvent généralement les glandes séricigènes pour former la fibroïne s'accumulent dans l'organisme et spécialement dans le corps adipeux qui est hypertrophié. De cette façon au moins, ces substances ne sont pas toxiques et on obtient finalement des nymphes géantes, dont émergent des Papillons géants.

Poids moyen de 80 sujets :
Nymphes d'opérés : 2,4 g; nymphes de témoins : 1,45 g.

Cette expérimentation abondante et variée a prouvé que l'alimentation dite facultative entraîne surtout l'élaboration de substances

séricigènes et que cette élaboration n'est pas indispensable à l'accomplissement de la métamorphose. En revanche, une fois qu'elles sont fabriquées, ces substances séricigènes doivent être évacuées. L'élaboration de la soie ne serait donc pas une détoxication véritable puisque le produit élaboré est plus nocif que ses précurseurs.

Ces recherches poursuivies pendant les années 1953 et 1954 ont fait l'objet d'un Mémoire soutenu pour l'obtention du Diplôme d'Etudes Supérieures de Biologie animale (publication n° 12).

Elles seront continuées par des études biochimiques en collaboration avec les chercheurs du Laboratoire du Professeur Florkin de Liège.

IV

TRAVAUX DIVERS

A. — La possibilité pour la Tortue grecque dans le Sud-Ouest de la France de se reproduire a été signalée à l'occasion des années chaudes et sèches de la période 1950-1952 et pour des localités méridionales.

Des renseignements obtenus de diverses personnes, des essais d'élevage réalisés à partir d'œufs fécondés, de l'examen d'œufs trouvés morts mais embryonnés, il semble bien résulter que cette espèce peut se reproduire sous notre latitude mais que les jeunes n'arrivent pas à franchir le premier hiver pour des raisons en cours d'étude (publication n° 59).

B. — J. Wangermez a continué ses recherches pour suivre radiographiquement le transit des aliments et des excreta chez les Reptiles : il a transposé chez ces animaux une technique nouvelle pour l'opacification rapide des voies urinaires quand des injections intraveineuses sont impossibles, grâce à l'emploi de hyaluronidase quand des injections intraveineuses sont impraticables (publication n° VI bis).

C. — Utilisation des pelotes de régurgitation des rapaces nocturnes pour apprécier la faune régionale des petits mammifères. Les rapaces tels que Hiboux, Chouettes, gardent dans leur estomac les squelettes des petits animaux dont ils se nourrissent, Insectivores et Rongeurs surtout, tant que leur sont fixés des lambeaux de matières molles digestibles. Une fois dépouillées, ces pièces squelettiques, plus ou moins dissociées et fracturées, ne sont pas évacuées dans l'intestin, mais dégurgitées enrobées dans les débris de fourrure également indigestes; l'ensemble, dit

« pelote », est abandonné dans les gîtes où se retirent ces oiseaux : greniers, espaces sous toitures de bâtiments abandonnés ou peu visités : châteaux, églises, vieux moulins, bâtiments administratifs.

Un examen méthodique des débris squelettiques de 1.677 crânes, en particulier des demi-mandibules, a permis à J.-P. Boisseau et J. Lahargue, après détermination et recensement, des déductions logiques sur la répartition, dans différentes stations, de la microfaune et sur les proportions relatives des représentants de certaines familles : Crocidurinés, Microtinés, Soricinés, Murinés (publication n° VIII).

D. — Vol migrateur de Papillons.

Vol groupé observé à Lacanau-Océan, avançant vers le Sud-Est, sur 100 mètres de front; aspect de chute de neige dû à l'abondance de *Pieris rapae* : 60 % des captures.

E. — Chitinase du liquide exuvial de *B. mori*. L'obtention du liquide exuvial à l'état pur et en abondance grâce à une technique appropriée, peu avant la mue nymphale, a permis de démontrer — avec plus de sécurité qu'en partant de liqueur de lavage d'exuvie — la présence d'une chitinase et d'utiliser une méthode de dosage quantitatif précise de son activité chitinolytique (publication n° X).

LISTE CHRONOLOGIQUE DES PUBLICATIONS

I. — J.-J. BOUNHIOL :

54. 1953 Déroulement de la neurosécrétion protocérébrale chez *B. mori*, au cours du développement post-embryonnaire (en collaboration avec LARVY et GABE. *C. R. Acad. Sc.*, t. 236, pp. 627-629.

55. 1953 Données histophysiologiques sur la neurosécrétion chez *Bombyx mori L.* et sur ses rapports avec les glandes endocrines. Rapport présenté au Premier Symposium sur la neurosécrétion, Naples, mai 1953. Publié *in extenso* dans le *Bull. Biol. Fr. Belg.* (en collaboration avec GABE et ARVY).

56. 1953 Plusieurs processus sécréteurs semblent coopérer au déclenchement de la mue imaginale chez les Lépidoptères. Communication présentée au Congrès de l'A. F. A. S., Luxembourg, juillet 1953.

57. 1954 Action retardatrice d'un frénateur de la glande pituitaire (P. O. P.) sur la métamorphose des Amphibiens anoures. Communication présentée au Congrès de l'A. F. A. S., Poitiers, juillet 1954.

58. 1955 Essais pour réduire la durée de la diapause embryonnaire chez les Lépidoptères. *P. V. Société Linnéenne de Bordeaux*, 16 mars 1955, vol. 96 (en collaboration avec Cl. MOULINIER).

59. 1955 Nouvelle récolte, à Bordeaux, d'œufs fécondés de Tortue grecque. *P. V. Société Linnéenne de Bordeaux*, 20 avril 1955, vol. 96, (en collaboration avec J. LAHARGUE).

60. 1955 Observation de cellules neurosécrétrices chez le Ver à soie vivant. Communication présentée au Congrès de l'A. F. A. S., Caen, juillet 1955.

II. — AUTRES CHERCHEURS :

VIII. 1953 BOISSEAU (J.-P.) et LAHARGUE (J.). — Les pelotes de régurgitation des Rapaces nocturnes et la microfaune mammalienne de la région. *P. V. Société Linnéenne de Bordeaux*, vol. 95, pp. 84-90.

VIII bis. 1953 MOULINIER (Cl.). — Observation d'un vol migrateur de Papillons. *P. V. Société Linnéenne de Bordeaux*, vol. 95, pp. 94-95.

IX. 1954 AMANIEU (M.). — Effet de la section des sériciductes pratiquée sur des Vers à soie *(B. mori)*. *C. R. Soc. Biol.*, CXLVIII, p. 679.

X. 1955 JEUNIAUX (Ch.) et AMANIEU (M.). — Mise en évidence d'une chitinase dans le liquide exuvial de *B. mori L. Archives internationales de Physiologie et de Biochimie*, vol. LXIII, pp. 94-103.

XI. 1955 LAHARGUE (J.). — Hypercytose neurosécrétrice dans le cerveau de Vers à soie à développement anormal. Congrès de l'A. F. A. S., Caen, juillet 1955.

XII. 1955 AMANIEU (M.). — Recherches sur les relations entre l'évacuation de la soie et l'accomplissement de la métamorphose chez les Lépidoptères. *Bull. de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse*, t. 90, pp. 257-286.

TABLE DES MATIÈRES

(ACTES 1955-1956)

Bordeaux. — Impr. E. DROUILLARD, 3, place de la Victoire.

POUR LA

VENTE DES VOLUMES

S'adresser :

HOTEL DES SOCIÉTÉS SAVANTES

Rue du Loup, 71

BORDEAUX

ACTES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE BORDEAUX

FASCICULE CONSACRÉ AU COLLOQUE

SUR LES MÉTAMORPHOSES.

PÉRIGUEUX, CONGRÈS DE L'A. F. A. S., 1957.

OUVRAGE PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS

DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

ACTES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE BORDEAUX

FONDÉE LE 25 JUIN 1818

et reconnue comme établissement d'utilité publique

par Ordonnance Royale du 15 juin 1828

Hôtel des Sociétés savantes

Rue du Loup, 71

TOME XCVII

1957-1958



BORDEAUX

IMPRIMERIE E. DROUILLARD

3, PLACE DE LA VICTOIRE, 3

ACTES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE BORDEAUX

FONDÉE LE 25 JUIN 1818

et reconnue comme établissement d'utilité publique

par Ordonnance Royale du 15 juin 1828

Hôtel des Sociétés savantes

Rue du Loup, 71

TOME XCVII

1957-1958



VOLUME CONSACRÉ AU

COLLOQUE SUR LES MÉTAMORPHOSES

PÉRIGUEUX, CONGRÈS DE L'A. F. A. S., 1957

PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE



PREMIÈRE SÉANCE - MARDI 16 JUILLET 1957

ALLOCUTION DE PRISE DE CONTACT

Par M. le Professeur MICHEL DELSOL,
Président de la section de Zoologie

« MESDAMES, MESSIEURS,

« Selon la tradition, les sections du Congrès de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences (A. F. A. S.) sont organisées par des spécialistes régionaux ou des personnes originaires de la contrée même où se tient le Congrès.

« Cette coutume me vaut le plaisir de vous accueillir dans mon pays natal et de souhaiter la bienvenue en Périgord à tous ceux, Membres habituels et nouveaux, qui sont venus à Périgueux exposer leurs travaux ou participer à nos discussions. Je salue particulièrement les Membres venus de Belgique et d'Allemagne.

« Je vous propose l'organisation du travail suivante :

« Les sections de Zoologie et de Biologie tiendront leurs séances en commun, la plupart de ces séances, comme l'expliquera M. BOUNHIOL tout à l'heure, seront consacrées à un Colloque sur les métamorphoses. Deux séances seront réservées aux sujets de Zoologie générale, Ecologie, Biologie, Parasitologie, etc. Afin d'élargir les horizons de nos connaissances et de notre culture, nous nous joindrons pendant au moins une séance à la section de Physiologie et à la section des Sciences médicales.

« Enfin, vendredi prochain, nous profiterons de notre séjour dans cette région pour visiter, aux Eyzies, le Laboratoire de M. le Professeur GRASSÉ.

« Je veux espérer que notre travail sera fructueux et que vous garderez, mes chers Collègues, de votre séjour en Périgord le meilleur souvenir. »

Le programme proposé est approuvé.

INTRODUCTION AU COLLOQUE

Par M. le Professeur J.-J. BOUNHIOL,
Président de la section de Biologie

« L'opportunité d'une réunion de Biologistes s'intéressant aux Métamorphoses avait été envisagée depuis plusieurs années, tout particulièrement par M. Delsol.

« L'annonce d'un Congrès de l'A. F. A. S. à Périgueux nous a paru une occasion favorable pour réaliser un tel échange d'idées en langue française.

« Il n'était toutefois possible d'envisager en trois ou quatre séances intercalées entre les diverses manifestations et activités normales du Congrès, que certains aspects des principales métamorphoses.

« Les problèmes de morphogenèse tardive liés à l'apparition de l'état adulte, quelques questions de Biochimie ou de Physiologie nous ont paru particulièrement d'actualité, et c'est dans ces domaines que, selon la tradition en usage pour les colloques, nous avons demandé à plusieurs spécialistes, sans oublier les jeunes Chercheurs, de mettre au point certains sujets ou d'exposer les récents résultats de leurs travaux.

« Compte tenu de la brièveté de certaines séances limitées par l'audition de conférences générales ou de manifestations diverses, il y aura une séance consacrée aux Amphibiens, une aux Insectes, une aux autres Métamorphoses et à des problèmes généraux.

« Avant de commencer l'audition des premiers rapports, je dois, selon l'usage, présenter les excuses et les regrets de plusieurs Biologistes tenus éloignés de nous :

« M. le Doyen Sigalas, Professeur de Parasitologie à la Faculté de Médecine de Bordeaux; MM. les Professeurs Avel et Weill, de la Faculté des Sciences de Bordeaux; M. le Professeur Guilhon, de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort; M. le Professeur Jacquet, de la Faculté des Sciences de Caen; M. Busnel, Directeur de Laboratoire à l'I. N. R. A.; Mme Drilhon, qui nous enverra néanmoins un mémoire.

« Nous aurions enfin souhaité pouvoir saluer ici et honorer quelques-uns des nombreux pionniers de l'étude des Métamorphoses, comme Max Aron, E. Bataillon, Champy, A. Conte, Fauré-Frémiet, Max Kollmann, Ch. Pérez, Cl. Vaney, A. Weber, P. Wintrebert, pour ne citer que nos compatriotes. Certains, hélas, ont disparu au cours des dernières années, d'autres n'ayant pu se déplacer nous ont exprimé leurs regrets et des vœux pour notre réunion.

« C'est sous leurs auspices que nous allons travailler. »



Dans le cadre des armes du Périgord ont été groupées les photographies des rapporteurs prises, pour la plupart, pendant leurs exposés.

De haut en bas et de gauche à droite :

M. WURMBACH, M. CAMBAR, M. WAUTIER, M. ABELOOS, M. JEUNIAUX, M. BOUNHIOL, Mlle MASNOU, M. SCHALLER, M. DELSOL, M. JOLY, Mlle FLATIN, M. DE LARAMBERGUE, Mme DISCLOS, Mlle L'HÉLIAS, Mlle SCHOELLER.

MÉTAMORPHOSES ET ÉVOLUTION

Par Marcel Abeloos

Il est reconnu depuis longtemps que la connaissance des formes larvaires et des métamorphoses est susceptible d'éclairer les affinités entre des formes animales éloignées à l'état adulte et de fournir ainsi des arguments en faveur des conceptions évolutionnistes. Mais, à l'heure actuelle, le fait de l'Evolution n'est plus contesté et les rapports entre métamorphose et Evolution se situent dans une perspective différente. Ce que nous voulons comprendre, c'est la raison d'être de ces ontogénèses détournées et raturées que représentent les métamorphoses et les voies que l'Evolution a suivies pour les réaliser.

La biologie expérimentale commence à nous révéler les facteurs actuels du phénomène et nous laisse entrevoir son déterminisme physico-chimique, au moins dans le cas des métamorphoses à mécanisme endocrinien. Mais une connaissance, même complète, de ce déterminisme ne constituerait pas une explication entièrement satisfaisante. Dans les phénomènes biologiques actuels, les mécanismes physico-chimiques se trouvent rassemblés et coordonnés et cette coordination est l'aboutissement d'un long passé évolutif, dont seule peut rendre compte la connaisance de la causalité qui en enchaîne les termes successifs. La connaissance rationnelle complète d'un phénomène biologique exige non seulement son analyse physico-chimique, mais la découverte des voies et des mécanismes de l'Evolution qui l'ont engendré.

J'envisagerai le problème de l'Evolution des ontogénies dans le cadre de la seule théorie scientifique de l'Evolution dont nous disposions aujourd'hui, la théorie dite mutationniste ou « néo-darwinienne ». Le moteur de l'Evolution est la variation héréditaire, altération des structures moléculaires autoreproductrices de la cellule. Ce moteur se trouve embrayé lorsque, dans une population, une variation trouve une niche écologique inoccupée ou se montre plus efficace dans une niche déjà occupée par une population qui peut être la population ancestrale.

Toute étape de l'Evolution est soumise à deux causalités indépendantes et son explication pose deux problèmes distincts, qui doivent recevoir l'un et l'autre une solution :

1° L'Evolution implique une déviation de l'ontogénie déterminée par des facteurs génétiques; elle pose un problème *morphogénétique,* relevant de l'embryologie expérimentale et de la génétique physiologique.

2° Cette déviation ontogénétique offre une portée écologique; elle est sanctionnée par la « sélection ». Toute étape évolutive soulève un problème d'*écologie* et de génétique des populations.

J'envisagerai seulement ici le problème morphogénétique posé par l'Evolution des ontogénies.

Modes de variation de l'ontogénie. — J'ai été conduit à distinguer quatre grands types de transformation du plan ontogénétique dans l'Evolution :

1° La *condensation* du développement (exemple : Crustacés d'eau douce).

2° La *pædomorphose,* qui élève au rang d'adulte la forme larvaire ancestrale (cas des Batraciens Urodèles Pérennibranches).

3° La *juvénilisation,* qui prolonge une phase juvénile et retarde l'apparition des caractères adultes (exemple : origine des Insectes Holométaboles à partir des Hétérométaboles).

4° L'évolution *adaptive* ou *progressiste* (métamorphoses des Batraciens, de nombreux Invertébrés parasites, etc.), acquisition d'une métamorphose engendrant une forme adulte nouvelle qui s'adapte à un nouveau milieu ou un nouveau mode de vie.

Dans les deux premiers types, il y a suppression des métamorphoses, par suppression de la phase larvaire dans la condensation, de la phase adulte dans la pædomorphose.

Dans les deux derniers types, il y a apparition d'une métamorphose nouvelle et d'une phase ontogénétique nouvelle, intercalée au début du développement dans la juvénilisation, ajoutée à la fin du développement dans l'évolution progressiste.

Deux de ces types, la condensation et la juvénilisation, affectent surtout le début de l'ontogénèse; les deux autres,

la pædomorphose et l'évolution progressiste, en modifient la fin.

Condensation et hétérochronie. — La condensation est le type d'évolution sur lequel nous possédons le moins de données expérimentales, bien que son importance écologique soit considérable. La condensation supprime des métamorphoses qui se situent à un stade précoce du développement et dont, en général, le mécanisme n'est pas hormonique. Elle comporte des transformations de l'embryogénie qui semblent accessibles aux techniques et aux concepts de l'embryologie expérimentale.

Chez les animaux métamérisés (Annélides, Arthropodes), la condensation se traduit par l'éclosion sous une forme à nombre de métamères croissant, par l'augmentation de taille de l'œuf, la prolongation de la vitellogénèse.

Chez l'Annélide Polychète atoque *Nereis massiliensis* Moq. Tand., les œufs, relativement gros, éclosent sous la forme d'une larve à 5 sétigères. Cette larve demeure dans le tube parental une dizaine de jours, au cours desquels elle digère son vitellus et bourgeonne rapidement de nouveaux sétigères. Cette phase de l'ontogénie se rattache physiologiquement à la phase embryonnaire. Lorsque le vitellus est épuisé, la larve, de forme allongée, possède 13-14 sétigères. Elle s'éloigne pour construire son propre tube. Sa croissance s'effectue alors par hypertrophie des segments déjà acquis, le bourgeonnement de nouveaux sétigères devenant beaucoup plus lent. Ces deux aspects de la croissance dépendent de conditions physiologiques différentes; d'autres faits relatifs à la biologie des Polychètes le prouvent. La nutrition à partir du vitellus favoriserait le bourgeonnement de nouveaux segments.

En définitive, le nombre des métamères acquis à la fin de la phase embryonnaire, c'est-à-dire le degré de condensation du développement, serait fonction de la quantité de vitellus. La condensation ne serait qu'une incorporation à la phase embryonnaire de processus appartenant à la phase post-embryonnaire de la forme ancestrale.

Mais les faits peuvent être plus complexes. Envisageons le développement des Arthropodes à œuf centrolécithe comparé à celui du type annélidien ancestral. Chez l'Insecte, les territoires ectodermiques correspondant aux divers segments ont leur destinée fixée dès la fin du stade blastula. La métamérisation, acquise durant la vie larvaire libre chez les Annélides à développement dilaté, se trouve réalisée chez

l'Insecte avant la gastrulation. Elle y est déterminée par le fonctionnement du « *centre différenciateur* » (Seidel) découvert chez la plupart des Insectes étudiés expérimentalement. Ce centre représente l'ectoderme du segment prothoracique, c'est-à-dire du premier segment non céphalisé. Il est déterminé le premier, et, de même que les métamères de l'Annélide se forment d'avant en arrière, les autres segments de l'Insecte sont déterminés successivement d'avant en arrière et ne peuvent l'être que si le centre différenciateur demeure présent et en connexion avec eux (Haget).

S'il y a bien homologie physiologique entre le fonctionnement du centre différenciateur des Insectes et la métamérisation des Annélides, la condensation du développement chez l'Arthropode à œuf centrolécithe serait essentiellement un décalage chronologique *(« hétérochronie »)* entre deux processus morphogénétiques qui doivent être causalement indépendants, la gastrulation et la métamérisation ectodermique.

De telles hétérochronies morphogénétiques peuvent-elles être déterminées par des variations génétiques ? La morphogénèse est liée au métabolisme, lui-même conditionné par les ferments. Or, les données de la génétique physiologique (mutants nutritionnels de *Neurospora,* en particulier) conduisent à envisager les « gènes » comme des régulateurs de la vitesse des réactions diastasiques et de l'époque d'entrée en action des divers ferments.

Rappelons à ce propos l'exemple classique des formes de *Palæmonetes varians,* où des variations du type de développement accompagnées de variations presque insignifiantes de l'adulte (« pœcilogonie ») sont vraisemblablement déterminées par des différences génétiques peu considérables de l'ordre des mutations.

Condensation et « ontomutations ». — Dans de nombreux autres cas (Bryozoaires, Echinodermes de toutes classes, Procordés, Batraciens à développement non aquatique, etc.), la condensation du développement implique un avortement complet de certains organes larvaires et, par conséquent, une transformation du plan des ébauches de l'œuf.

Chez les Bryozoaires Gymnolèmes, on trouve, à côté de formes ovipares à petits œufs donnant des larves relativement complexes, des formes ovovivipares incubantes à œufs riches en vitellus donnant des larves simplifiées avec avortement

total de l'endoderme. Les Phylactolèmes d'eau douce, dont l'œuf donne directement un cystide (P. Brien), représentent le terme extrême. Chez divers Procordés, la condensation peut se traduire par une élimination totale de l'ébauche de la corde, qui constitue cependant un caractère fondamental d'embranchement.

Bien que nous ne possédions malheureusement pas de données expérimentales sur ces types condensés, il est permis d'imaginer qu'il existe, du point de vue de l'organisation cytoplasmique de l'œuf, autant de différence entre un Bryozoaire à larve complète et un Bryozoaire sans endoderme larvaire qu'il y en a entre un Gastéropode et un Céphalopode, voire entre deux types d'embranchements différents.

A. Dalcq a introduit le concept d'ontomutation pour désigner une variation importante de l'organisation germinale à l'origine d'un nouveau type fondamental d'organisation (clade). De telles variations auraient obligatoirement un caractère saltatoire, seraient difficilement attribuables à des mutations géniques et relèveraient d'une modification primaire du cytoplasme. Si la variation qui supprime les organes larvaires dans la condensation a bien l'amplitude d'une « ontomutation », ce type de variation ne serait pas caractéristique de la « cladogénèse » (macroévolution) ; il interviendrait également dans la différenciation des espèces et pourrait être conditionné par des facteurs purement génétiques. Des variations du patrimoine génique seraient donc parfaitement capables de déterminer des déviations de l'ontogénèse de même amplitude que celles de la cladogénèse.

L'avortement d'une ébauche embryonnaire résulte d'un trouble des mécanismes de ségrégation qui scindent de façon plus ou moins précoce le système morphogénétique de l'œuf en territoires cytoplasmiques à compétences partielles. Une simple hétérochronie entre processus métaboliques suffit peut-être à rendre compte de la réduction puis de la disparition de l'un de ces territoires. Les mécanismes de ségrégation sont en tout cas sous la dépendance des gènes par l'intermédiaire des processus enzymatiques et métaboliques. Ils débutent souvent durant la phase d'accroissement de l'ovocyte, alors que les gènes nucléaires participent activement aux synthèses. Ainsi s'expliquerait la relation fréquemment observée, mais vraisemblablement indirecte, entre la condensation et la prolongation de l'ovogénèse.

Il est intéressant de rapprocher la condensation du dévelop-

pement du processus évolutif inverse de réduction de la vitellogénèse chez les organismes vivipares comme les Mammifères.

Les belles études d'A. Dalcq ont révélé l'existence dans l'œuf des Mammifères d'un processus de ségrégation très précoce, suivant immédiatement la fécondation, entre deux territoires dont l'un, trophoblastique, à tendance enveloppante, serait homologue de l'aire extra-embryonnaire des Amniotes ovipares ancestraux. Les « ontomutations à l'origine des Mammifères » se traduiraient donc encore par une hétérochronie, le déplacement d'un processus de ségrégation embryonnaire qui était plus tardif chez la forme ancestrale.

Hormones et évolution. — Je serai plus bref sur les autres modes d'évolution de l'ontogénie. Lorsqu'il s'agit de métamorphoses à déterminisme endocrinien, on peut affirmer que l'apparition ou la suppression de ces métamorphoses au cours de l'Evolution n'est pas due à l'acquisition ou à la perte de glandes endocrines : les Poissons possèdent déjà une thyroïde et les Insectes Hétérométaboles des *corpora allata*. Le plan biochimique de la sécrétion des hormones varie peu dans l'ensemble des Vertébrés; ce sont les fonctions des molécules hormonales qui changent. L'Evolution a porté sur les compétences propres aux tissus réacteurs, c'est-à-dire sur les rouages du métabolisme cellulaire sensibles à l'action des hormones.

Si l'on envisage le problème de l'origine de la métamorphose dans le groupe des Batraciens, on est conduit à imaginer que les ancêtres Crossoptérygiens possédaient déjà des métamorphoses moins accentuées, à déterminisme peut-être thyroïdien. On rencontre chez divers Poissons osseux archaïques des organes larvaires analogues à ceux des Batraciens. Les métamorphoses progressistes en général naîtraient d'une transformation de la phase adulte sans modification du plan fondamental de l'ontogénie.

Quant à la juvénilisation qui a transformé l'Insecte Hétérométabole en Holométabole, le problème central qu'elle pose est celui des relations existant entre l'ébauche larvaire et l'ébauche imaginale du même organe, la seconde étant phylogénétiquement plus ancienne. On a conclu de certains travaux expérimentaux (R. Geigy) qu'il existerait dans l'embryon des Holométaboles les ébauches juxtaposées de deux organismes distincts, la larve et l'imago. Dans une telle conception, il serait difficile d'imaginer l'origine des méta-

morphoses. Il est plus vraisemblable — les faits relatifs aux Coléoptères, par exemple, parlent en faveur de cette conception — que l'ébauche imaginale et l'ébauche larvaire du même organe sont deux portions d'une même ébauche fondamentale déjà représentée chez l'Hétérométabole ancestral, deux régions d'un même champ morphogénétique ayant des sensibilités différentes aux facteurs humoraux et réagissant chacune d'une façon particulière au milieu larvaire et au milieu imaginal.

Conclusions. — J'ai tenté d'indiquer comment un processus évolutif de petites variations génétiques soumises à la sélection écologique pouvait rendre compte des divers modes de transformation de l'ontogénie observés dans l'Evolution des espèces et des groupes animaux.

La théorie de l'Evolution biologique est aujourd'hui et principalement en France l'objet de dangereuses attaques. Si aucun biologiste n'ose plus rejeter la notion d'une transformation des espèces, certains refusent la possibilité de connaître les mécanismes de cette transformation, tout au moins en ce qui concerne la macroévolution ou « cladogénèse ». Si ce refus était justifié, l'hypothèse transformiste elle-même serait en danger. La notion d'Evolution biologique ne s'est imposée au monde scientifique qu'à partir du moment où Darwin en proposa un mécanisme plausible. Si la connaissance des voies majeures et des ressorts intimes de l'Evolution était hors de notre portée, l'hypothèse perdrait toute fécondité pour devenir une sorte de dogme finalement relégué au rang d'accessoire superflu.

Il est probable que les bornes qu'on prétend assigner au progrès de nos connaissances rationnelles seront, comme en d'autres domaines, renversées. La théorie scientifique de l'Evolution, qui ne postule pas de différence fondamentale entre « cladogénèse » et formation des espèces, a dès à présent la valeur d'un guide précieux et fécond orientant les recherches en embryologie expérimentale, en génétique physiologique, en endocrinologie, en biochimie. Ces disciplines expérimentales fourniront peut-être en retour les données qui nous font encore défaut pour reconstituer la macroévolution. En l'absence de documents historiques, les parentés génétiques lointaines sont probablement encore inscrites dans les processus intimes du fonctionnement de la matière vivante, puisque celle-ci construit à chaque instant son organisation spécifique.

NOUVEAUX ESSAIS DE BLOCAGE DE LA MÉTAMORPHOSE DES AMPHIBIENS PAR LA PARA-OXY-PROPIOPHÉNONE, FRÉNATEUR DE LA GLANDE PITUITAIRE

EXPÉRIENCES SUR LE CRAPAUD ACCOUCHEUR

Par J.-J. Bounhiol, G. Disclos et P. Disclos

Sachant le rôle primordial, par sa thyréostimuline, de la pituitaire sur la métamorphose des Amphibiens, divers biologistes ont soumis des larves de Crapaud et de Grenouille à l'action de la P. O. P. (para-oxy-propiophénone), lorsque les propriétés frénatrices de ce produit sur les hormones pituitaires ont été découvertes chez les Mammifères.

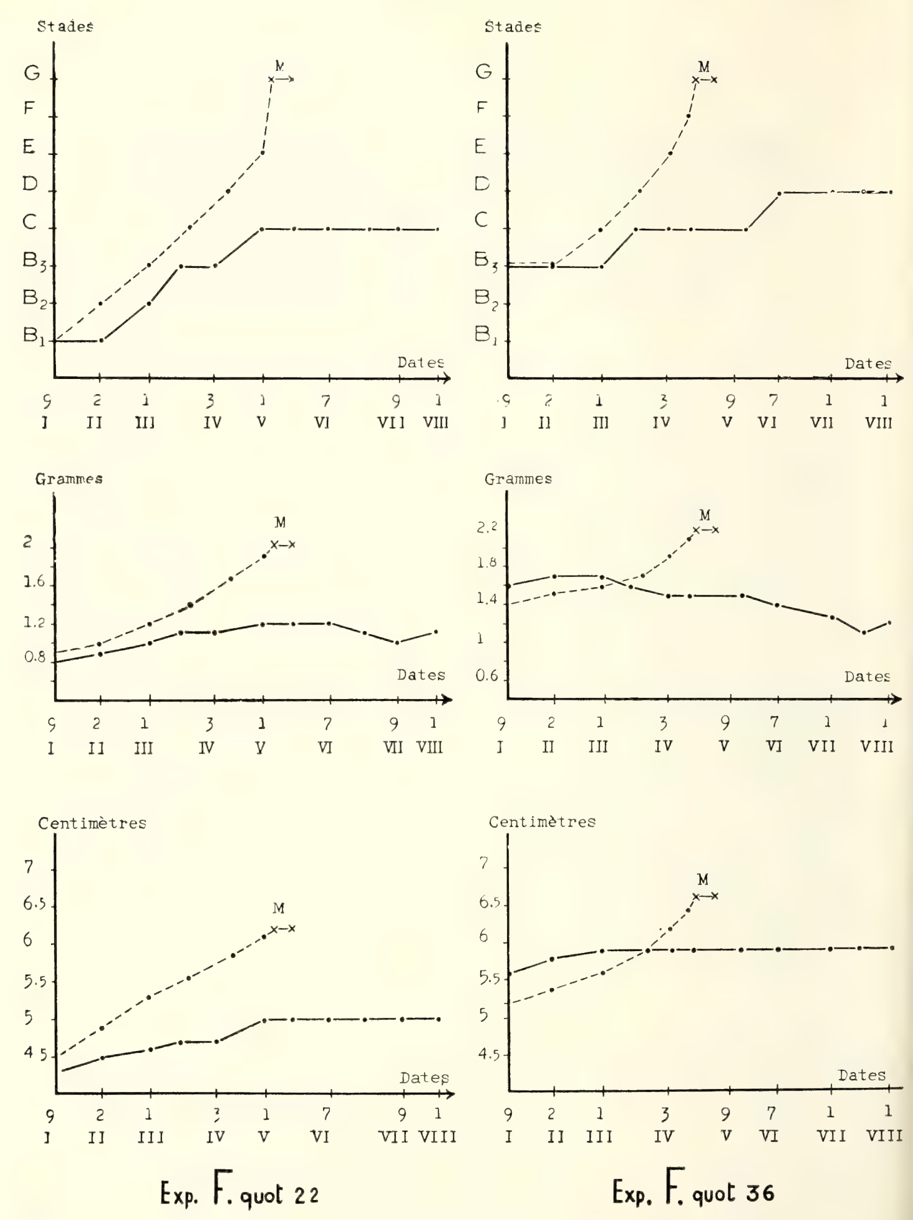
A côté de quelques essais peu démonstratifs de divers auteurs sur *Alytes* et *Rana temporaria,* un retard appréciable de la métamorphose a été obtenu par de Bastiani et Sperti (1951) sur *Bufo viridis* et *Rana agilis* et par J.-J. Bounhiol sur *Rana dalmatina* = *agilis* (1951, *in* R. Loubière; et 1954).

Nous parlerons ici de nouvelles expériences pratiquées sur *Alytes obstetricans* parce qu'elles ont donné des résultats encore plus nets que les précédents et fait apparaître des faits nouveaux, remarquables.

Matériel et méthodes

Les Têtards utilisés furent récoltés en automne (naissance en été et automne 1956) et élevés à la température du laboratoire en cristallisoirs de verre par groupe de 10 dans 1 litre d'eau (eau de conduite + eau de bassin). Ils ont reçu les soins habituels (eau renouvelée tous les quatrièmes jours; nourriture : laitue cuite lavée).

Des mensurations (taille et poids) ont été faites à des intervalles variant de quinze à vingt jours; de même la détermination des stades : ces stades, établis surtout d'après l'état de développement des pattes, forment une série de A à G semblable, avec quelques variantes, à celle employée par Kollmann et par Roth pour *Rana.*



Chronologie des modifications morphologiques, croissance pondérale et croissance linéaire de deux séries de sujets maintenus pendant huit mois dans une solution à 1 p. 100.000 de P. O. P.

Echelle des stades adoptés : A, pas de bourgeons de pattes postérieures; B_1, bourgeons de pattes postérieures hémisphériques; B_2, bourgeons de pattes postérieures cylindro-coniques courbes; B_3 bourgeons de pattes postérieures cylindro-coniques courbes avec constriction tibio-tarsiale (palette terminale); C, pattes postérieures avec doigts ébauchés; D, genou apparent, creux poplité distinct; E, genou débordant le contour de l'animal vu de dos; F, sortie des pattes antérieures; G, régression caudale. — En traits continus : sujets traités; en pointillés : témoins; M, période terminale de la métamorphose. — Les chiffres romains indiquent les mois de l'année.

Des expériences faisant l'objet de la présente note, l'expérience 22 a porté sur un lot de Têtards nés en été dans les bassins du Jardin Public, traités dès le stade B_3 (bourgeons de pattes cylindro-coniques, pigmentés, avec constriction tibio-tarsienne) ; l'expérience 36 a porté sur un lot de Têtards nés en automne dans les bassins de l'Observatoire de Floirac, traités dès le stade B_1 (début de bourgeons de pattes, hémisphériques, non pigmentés). Pour chaque lot : 5 témoins.

Le traitement a été le même dans les deux expériences : on ajoutait quotidiennement à l'eau des cristallisoirs des doses de 1 cm^3 de P. O. P. à 1 p. 100 (1 g de poudre en solution dans 100 cm^3 de solution alcoolique), ce qui réalisait un bain de concentration 1 p. 100.000 [1].

Résultats

Plus de 300 animaux ont été suivis attentivement pendant les sept derniers mois. En les comparant aux témoins, on note les faits suivants :

1° Les animaux s'alimentent peu. D'où stabilisation de la taille. Stabilisation et même perte de poids. A la dissection, raccourcissement du tube digestif, gonflé de bulles d'air.

2° Les Têtards observés dorsalement prennent un contour quadrangulaire : des œdèmes apparaissent, phénomène probablement dû à des troubles du métabolisme, et peut-être de la détoxication, car, à la dissection, on trouve le foie violacé noirâtre, avec énorme vésicule biliaire jaune vif, et les reins semés de fines taches hémorragiques.

3° Nous avons retrouvé chez *Alytes* le noircissement des sujets traités signalé chez *Rana dalmatina* par R. Loubière (1951), au cours des premières expériences réalisées avec la P. O. P. dans le même laboratoire. Ayant perfectionné le colorimètre imaginé par cet auteur, nous avons pu, en chiffrant la mélanisation, constater que les Têtards les moins foncés étaient les plus fragiles : en particulier, ils mouraient les premiers et quelquefois seuls dans les expériences exécutées pour établir les doses létales.

4° Par la suite, les animaux deviennent transparents sur une certaine épaisseur, tout en restant de teinte foncée. On

---

(1) Les Laboratoires Laroche-Navarron ont mis gracieusement à notre disposition les quantités de P. O. P. qui nous ont été nécessaires, ce dont nous les remercions vivement.

est surpris de distinguer des détails d'anatomie interne : en particulier, on aperçoit le contour du cerveau et de la moelle épinière.

5° Les animaux à intestin pneumatisé font souvent surface, le ventre en l'air. Les branchies, très congestionnées se remarquent, par transparence, pulsant rapidement.

6° Quand on provoque le déplacement de tels animaux, leur nage est anormale : ils ont des mouvements de roulis et même de tonneau. Ces phénomènes s'atténuent (accoutumance) au bout de quelques semaines, et réapparaissent pour une augmentation de la concentration du bain, ou la reprise du traitement si celui-ci a été interrompu (expériences de traitement intermittent).

7° A la dissection, on ne note pas une croissance anormale des ovaires, des testicules, et surtout des houppes adipeuses qui sont aussi étendues chez les traités que chez les témoins (toutefois, les houppes adipeuses, de jaune vif chez les témoins, sont devenues très pâles chez les traités).

8° Influence sur la croissance et la métamorphose : ainsi qu'on le voit sur les graphiques donnés comme exemple :

— *La taille,* un à deux mois après le début du traitement, n'augmente plus que très lentement, tandis que les témoins passent de 4,5 à 6 cm (maximum pour lequel ils se métamorphosent).

— *Le poids* reste stationnaire, et même décroît vers le soixantième jour de traitement.

— *Les stades* ne se succèdent plus régulièrement, si l'on considère le progrès du développement somatique en notant l'apparition des critères définissant les stades successifs que présentent les témoins au cours de leur vie larvaire, on remarque que les témoins et les traités franchissent à peu près simultanément les mêmes stades pendant les soixante à soixante-dix premiers jours de traitement. A partir de cette échéance, les témoins continuent à évoluer vers la métamorphose, parcourant rapidement les stades de prométamorphose, tandis que les traités ne franchissent que le stade C (avant la formation des doigts), et ils demeurent à ce stade pendant plusieurs mois après la métamorphose complète des témoins.

Cela démontre nettement, à notre avis, le bien-fondé des

hypothèses avancées au cours de la discussion d'une note présentée sur la même question par l'un de nous, en 1954, au Congrès de Poitiers.

Lorsqu'on impose le traitement à la même époque à des Têtards de stades différents : A, B_1, B_2, B_3, on constate, contrairement à ce que l'on attendait, que ce sont les Têtards traités depuis les stades les moins avancés qui sont les moins freinés et chez lesquels les stades annonciateurs de la métamorphose apparaissent après une plus ou moins longue période de stabilisation. Ce sont les sujets traités à des stades plus avancés, tels que B_1, B_2, B_3, qui sont le plus longtemps freinés.

Ces faits remarquables nous suggèrent que ces stades de la fin de la prémétamorphose sont les stades sensibles à l'action de la P. O. P. Si les Têtards sont traités plus tard, ou s'ils dépassent ces stades particuliers malgré un traitement à doses accrues, la métamorphose semble inéluctable.

Le cas peu favorable des Têtards traités très précocement s'expliquerait par une réaction d'hyperactivité hormonale ou par une réaction de neutralisation du produit (accoutumance) qui n'aurait pas le temps de se produire dans des stades plus avancés, de sorte que, finalement, le seuil de réactivité des tissus serait dépassé malgré une augmentation tardive de la dose.

Conclusion

Sans pouvoir encore fournir de précisions sur le mécanisme intime du retard frappant apporté à leur métamorphose, nous avons mis en évidence dans l'aspect et le comportement de Têtards d'*Alytes* traités par la para-oxy-propiophénone toute une série de signes permettant d'apprécier l'activité du produit, et par conséquent d'en régler plus efficacement l'administration.

Nous avons pu ainsi maintenir jusqu'à ce jour des Têtards dans l'état larvaire qu'ils avaient atteint le 15 mars, alors que les témoins sont transformés depuis la première quinzaine du mois de mai.

De plus, il existerait 1 ou 2 stades pendant lesquels l'efficacité de la P. O. P. serait maximum et entraînerait un

véritable blocage très prolongé sinon définitif du processus de métamorphose (2).

(Laboratoire de Biologie animale, P. C. B., S. P. C. N., Faculté des Sciences, Bordeaux.)

Bibliographie

Bastiani (G. de) et Sperti (L.). — *Boll. Soc. ital. Biol. sperim.*, 1951, **27**, p. 1517.
Bounhiol (J.-J.). — Congrès A. F. A. S., Poitiers, 1954.
Loubière (R.). — *C. R. Soc. Biol.*, **145**, p. 1687, 1951.

Discussion

M. Cambar. — J'ai eu l'occasion d'observer des mouvements de nage anormale (« tonneau ») dans le cas d'animaux présentant des lésions du mésonéphros, accidentelles ou non. Leur apparition dans vos expériences serait donc, comme vous le pensez, probablement due à une intoxication par l'élimination insuffisante de la P. O. P.

M. J. Faure. — Les faits remarquables qui viennent de nous être communiqués montrent que la para-oxy-propiophénone (P. O. P.) a un rôle bien plus étendu que celui qui avait été attribué à ce produit lors de son entrée dans l'arsenal pharmaceutique.

Nous basant sur les résultats d'une longue expérimentation personnelle étalée sur quatre années, nous pouvons dire que la P. O. P. réduit l'excitabilité de l'hypothalamus, du rhinencéphale et du cortex cérébral des Mammifères. Elle augmente la période réfractaire et réalise une hypoexcitabilité post-excitatoire. Elle induit une activité bioélectrique cérébrale particulière et s'oppose à l'action des trophines et des œstrogènes sur le système nerveux.

Il est possible que, chez les Amphibiens aussi, elle agisse davantage sur le diencéphale que sur l'hypophyse, dépassant ainsi largement le cadre de la thyréostimuline, ce qui expliquerait les actions multiples, métaboliques (en particulier sur le métabolisme de l'eau), qui viennent d'être rapportées.

---

(2) Au moment de l'impression (janvier 1958), 10 sujets sont toujours sensiblement au même stade D : pattes postérieures à doigts distincts, genoux non saillants latéralement.

RECHERCHES DESCRIPTIVES ET EXPÉRIMENTALES SUR L'INVOLUTION DU SYSTÈME PRONÉPHRÉTIQUE PENDANT LA MÉTAMORPHOSE DES AMPHIBIENS ANOURES

Par Roger CAMBAR

I. — INTRODUCTION

Les Amphibiens Anoures constituent un matériel de choix pour l'étude des métamorphoses. Dans ce groupe zoologique, elles sont, en effet, les plus facilement accessibles à l'observation et à l'analyse expérimentale. Aussi ont-elles été l'objet de nombreux et importants travaux. Alors que tous les systèmes d'organes importants ont suscité des recherches descriptives et expérimentales étendues pendant la métamorphose, il est surprenant de constater que l'appareil excréteur seul a été laissé à l'écart. A cet égard, aucun travail spécial ne lui a été consacré. A peine trouve-t-on dans la bibliographie quelques rares remarques, quelques brèves allusions se rapportant à ce sujet. Sans doute, pour expliquer l'absence de données relatives à la métamorphose du système excréteur, faut-il incriminer la difficulté et la durée des recherches qu'il nécessite. Le principal obstacle est la complication extrême des structures néphrétiques, qui rebute même parfois les spécialistes.

Néanmoins, il faut mentionner que FEYEL (1935) a apporté quelques données cytologiques sur la métamorphose du mésonéphros chez le Crapaud accoucheur *(Alytes)* et que, plus récemment, JAFFEE (1954) a décrit la morphogenèse du pronéphros chez la Grenouille léopard *(Rana pipiens)*. Ce dernier travail, uniquement descriptif, relativement court, n'accorde qu'un intérêt secondaire aux modalités de la régression du pronéphros, exposées de manière très générale et superficielle. Aussi, en collaboration avec plusieurs de mes élèves, en même temps que nous poursuivons l'étude des problèmes de la morphogenèse de l'appareil excréteur, avons-nous entrepris des recherches d'ensemble, descriptives et expérimentales,

sur la métamorphose de l'appareil excréteur chez les Amphibiens (1).

Le présent travail est limité à l'exposé, nécessairement condensé, des données acquises au cours de l'involution du système pronéphrétique (pronéphros et uretère primaire), pendant la métamorphose des Anoures. Jusqu'à ce jour, les plus importantes ont été obtenues dans notre laboratoire, par C. DECHAMBE (1956).

Précisons que les faits exposés sont surtout relatifs à la Grenouille agile *(Rana dalmatina)* (R. CAMBAR, 1949, C. DECHAMBE, 1956), mais font état également des recherches effectuées chez le Xenope *(Xenopus lævis)* (R. CAMBAR, 1956), le Crapaud commun *(Bufo bufo)*, (J.-D. GIPOULOUX, 1956, M. CARALP, 1957), l'Alyte *(Alytes obstetricans)* (S. MARTIN (2)) et le Discoglosse *(Discoglossus pictus)* (N. SABOUA (2)).

II. — RAPPEL DE L'ÉVOLUTION DU SYSTÈME PRONÉPHRÉTIQUE ET DE LA STRUCTURE DU PRONÉPHROS (AMPHIBIENS ANOURES).

Le pronéphros, première formation néphrétique, est un organe pair, de forme massive, situé à la partie antérieure du tronc (somites 3, 4, 5). Edifié très tôt, il est fonctionnel chez le jeune embryon et pendant la plus grande partie de la vie larvaire. A l'approche de la métamorphose, il involue rapidement, puis disparaît en totalité.

Le mésonéphros, pair également, de forme allongée, est situé dans la partie moyenne et postérieure du tronc. Il devient progressivement fonctionnel chez la larve âgée, alors que débute la régression du pronéphros. Il subit aussi des modifications importantes pendant la métamorphose, tant pour sa forme que pour sa structure, et devient le rein définitif de l'adulte.

L'uretère primaire, déjà évacuateur de l'urine du pronéphros, draine également le mésonéphros. La partie antérieure de l'uretère subit le sort du pronéphros à la métamorphose et disparaît dans la région dite dianéphrétique (située entre pro- et mésonéphros). Donc, chez l'adulte, seule persiste la

(1) Avec la collaboration technique de Mlle Simone COUDERC, biologiste adjointe au C. N. R. S.

(2) Travaux en cours (Thèse de Biologie Animale et Diplôme d'Etudes Supérieures).

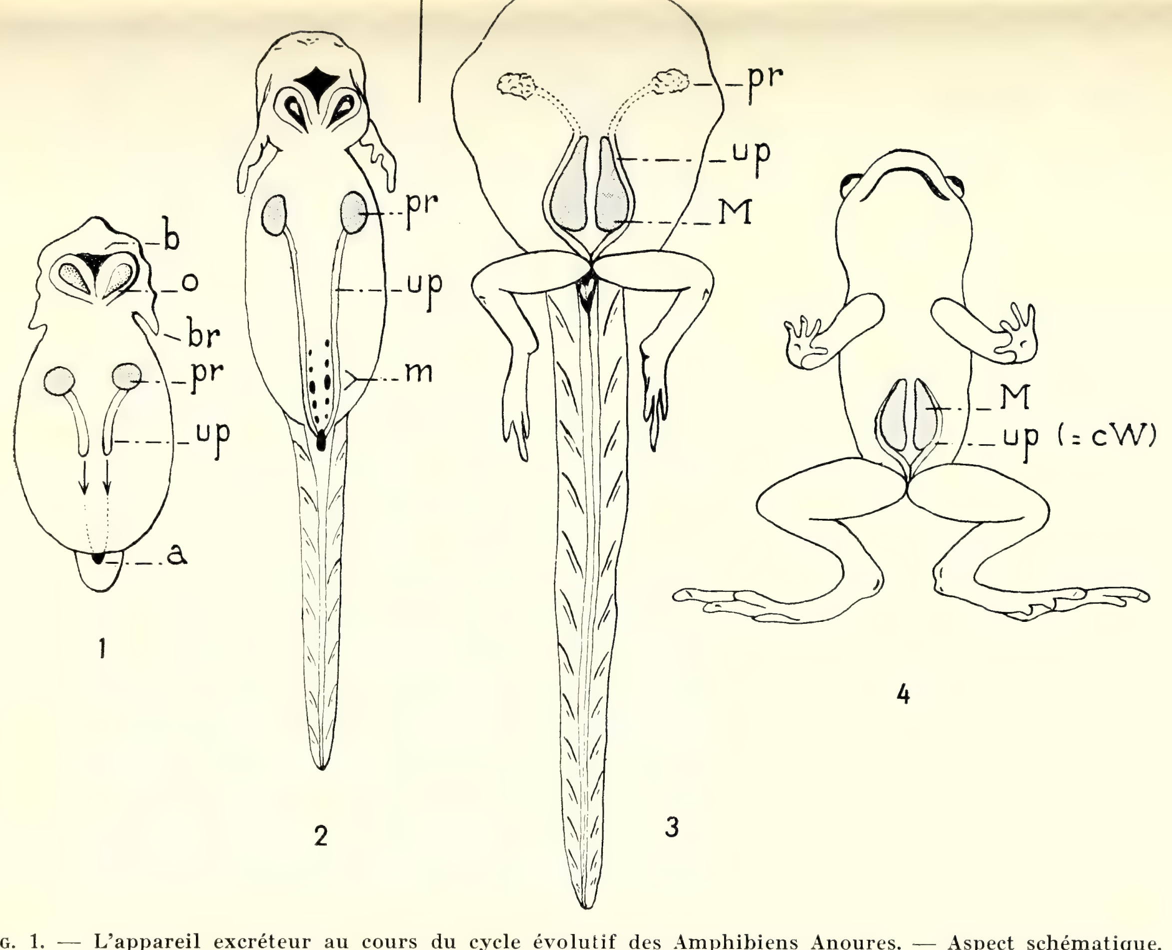


Fig. 1. — L'appareil excréteur au cours du cycle évolutif des Amphibiens Anoures. — Aspect schématique. 1 : jeune embryon (bourgeon caudal); 2 : larve au moment de l'éclosion; 3 : larve âgée; 4 : jeune grenouille (peu après la métamorphose). — a : anus; b : bouche; br : branchies externes; m : blastèmes primaires du mésonéphros; M : mésonéphros développé; pr : pronéphros; up : uretère primaire (la partie persistant chez l'adulte est le canal de Wolff : c. W.).

région postérieure de l'uretère primaire contiguë au mésonéphros et qui, demeurée fonctionnelle, devient le canal de Wolff.

L'évolution du système pronéphrétique est schématisée à la figure 1.

Terminologie

Pour désigner les divers constituants tubulaires du pronéphros, nous utilisons la terminologie désormais classique (Dalcq, 1941; Cambar, 1949).

Chez les Amphibiens Anoures, le pronéphros est formé de

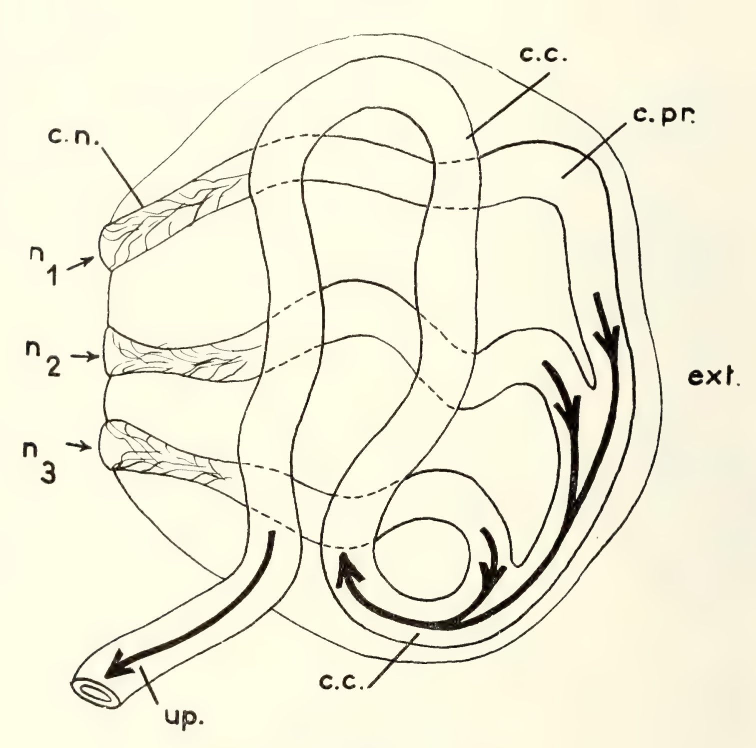


Fig. 2.

Les différentes parties du pronéphros. — Représentation schématique. c. c. : canal collecteur; c. n. : canalicule néphrostomial; c. pr. : canal pronéphrétique; n_1, n_2, n_3 : néphrostomes (ouverture intracœlomique de chacun des trois néphrons); u. p. : uretère primaire.

trois unités fonctionnelles fondamentales (ou néphrons) dont chacune possède la même structure et correspond à un somite du tronc (voir figure 2). Chaque néphron s'ouvre dans le cœlome par un entonnoir cilié (néphrostome) situé du côté interne du pronéphros. Le néphrostome est suivi d'un court canal cilié également, à peu près rectiligne, qui est le canalicule néphrostomial. Ce dernier est enfin prolongé par un tube non cilié, de calibre et de longueur plus importants, le canal pronéphrétique. Les trois canaux pronéphrétiques, qui constituent la partie terminale des trois néphrons, décrivent quelques circonvolutions, puis débouchent successivement dans un même tube évacuateur : le canal collecteur. Celui-ci décrit de nombreuses et larges circonvolutions et constitue la partie la plus importante de la masse pronéphrétique. A sa sortie du pronéphros, il prend le nom d'uretère primaire (voir figures 2 et 3).

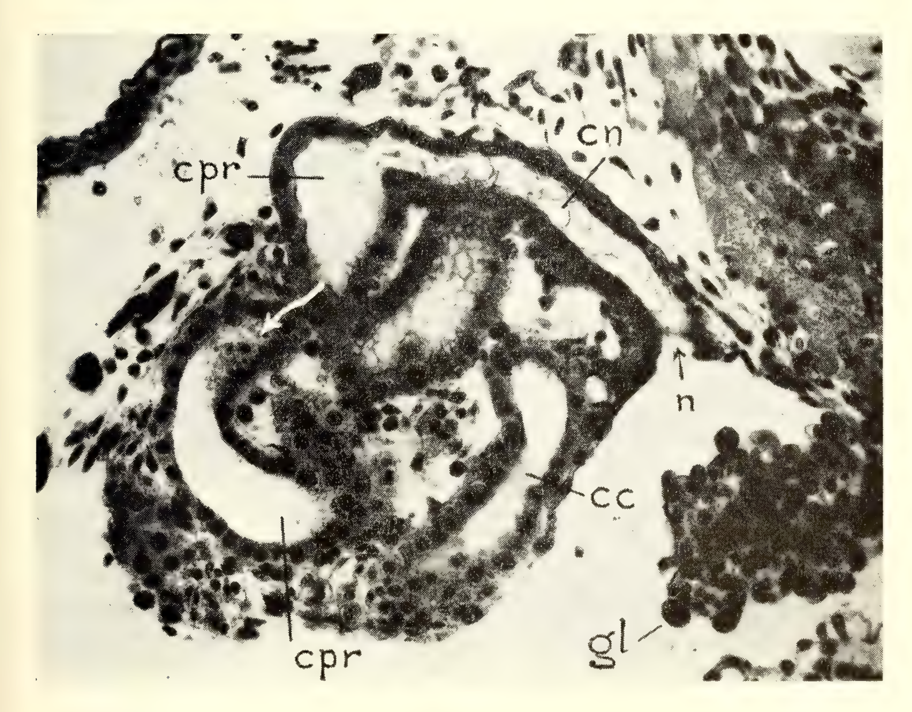


Fig. 3.

Coupe transversale au niveau du deuxième néphrostome, dans le pronéphros d'une jeune larve *(Rana dalmatina)*.

c. c. : canal collecteur; c. n. : canalicule néphrostomial; c. pr. : canal pronéphrétique; gl. : glomus; n. : néphrostome.

L'importance relative des diverses régions tubulaires que nous venons de décrire varie évidemment suivant les espèces d'Anoures considérées.

Pour distinguer les divers stades larvaires que nous avons étudiés, nous utilisons la table chronologique du développement de la Grenouille agile (R. Cambar & Br. Marrot, 1954). L'étude du pronéphros s'étend ainsi du stade 39 (début de la métamorphose) au stade 54 (larve entièrement métamorphosée). Age réel des larves depuis la fécondation : treize jours à soixante jours à la température d'élevage de 20°. Pour faciliter la lecture, nous indiquons ci-dessous la correspondance existant entre les stades utilisés et l'âge réel de la larve.

Stade 39..	13 jours	Stade 44..	31 jours	Stade 49..	53 jours
— 40..	14 —	— 45..	36 —	— 50..	55 —
— 41..	20 —	— 46..	38 —	— 51..	55 j. 1/2
— 42..	24 —	— 47..	45 —	— 52..	57 jours
— 43..	29 —	— 48..	50 —	— 53..	59 —

Stade 54.. 60 - 61 jours.

III. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les larves de plusieurs espèces d'Amphibiens Anoures ont été utilisées. Ce sont : la Grenouille agile *(Rana dalmatina* Bon.), le Xénope *(Xenopus lævis* Daud.), le Crapaud commun *(Bufo bufo* L.), le Discoglosse *(Discoglossus pictus* Ott.) et le Crapaud accoucheur *(Alytes obstetricans* Laur.). La partie descriptive de ce travail se rapporte principalement à la Grenouille agile, prise comme type, mais utilise également, à titre de comparaison, les données relatives aux autres espèces mentionnées. La partie expérimentale ne fait état que des résultats obtenus chez la Grenouille agile.

Les méthodes d'élevage des embryons et larves, ainsi que les techniques histologiques sont celles couramment utilisées et n'appellent aucune remarque particulière. Des reconstructions graphiques nombreuses de systèmes pronéphrétiques ont été réalisées à partir de coupes sériées de 10 μ d'épaisseur.

La partie expérimentale de ce travail comprend l'étude de larves ayant subi, soit une métamorphose plus ou moins prématurée ou accélérée par l'élevage des larves dans un milieu thyroxiné, soit, au contraire, une prolongation de la durée de la vie larvaire par traitement antithyroïdien à

l'aminothiazol. La thyroxine est utilisée à des concentrations variées (0,02 mg à 2,0 mg par litre), l'aminothiazol à la concentration unique de 0,1 g par litre.

IV. — ÉTUDE DESCRIPTIVE DE L'INVOLUTION DU SYSTÈME PRONÉPHRÉTIQUE

A. — Phénomènes morphologiques

Notre étude commence au stade 39. A ce stade, le début de la métamorphose se manifeste par l'apparition des bourgeons des membres postérieurs. Le pronéphros est alors une masse légèrement ovoïde, presque sphérique (400 à 500 μ dans chacune de ses trois dimensions). Aucune altération de sa forme ni de sa structure n'est apparue. La figure 4 représente l'aspect du pronéphros à ce stade initial de notre étude. Le pronéphros augmente encore légèrement de taille au cours des stades suivants, jusqu'au stade 43, auquel on observe d'importants changements. Le développement rapide des membres antérieurs, des poumons, également des anses digestives, ainsi que l'allongement de la larve, provoquent la compression et par suite l'étalement du pronéphros en direction à la fois dorso-ventrale et antéro-postérieure. En effet, son extension est limitée vers l'avant par la cavité branchiale. L'involution du pronéphros s'effectuera dans cet état étiré (pl. I, A).

Ces phénomènes mécaniques précoces ont une importance qu'il convient de souligner car ils provoquent initialement une réduction marquée de la capacité fonctionnelle du pronéphros, bientôt suivie de désordres dans la structure de l'organe. En outre, il apparaît des modifications de la forme de certaines portions tubulaires ainsi que de la situation relative de plusieurs régions parfois étendues.

A cet égard, les phénomènes les plus importants apparaissent au niveau des néphrostomes et des canalicules néphrostomiaux. En même temps que ces derniers deviennent fortement étirés, les néphrostomes tendent à se rapprocher et à se réunir en une plage ciliée unique (ou vestibule néphrostomial). Cette tendance affecte d'abord les néphrostomes 1 et 2 (stades 43 à 46), puis le néphrostome 3 se rapproche des deux autres auxquels il fusionne (stades 46 à 50). Les dimensions de la plage ciliée commune n'excèdent pas celles d'un unique néphrostome. La situation approximative de ce vesti-

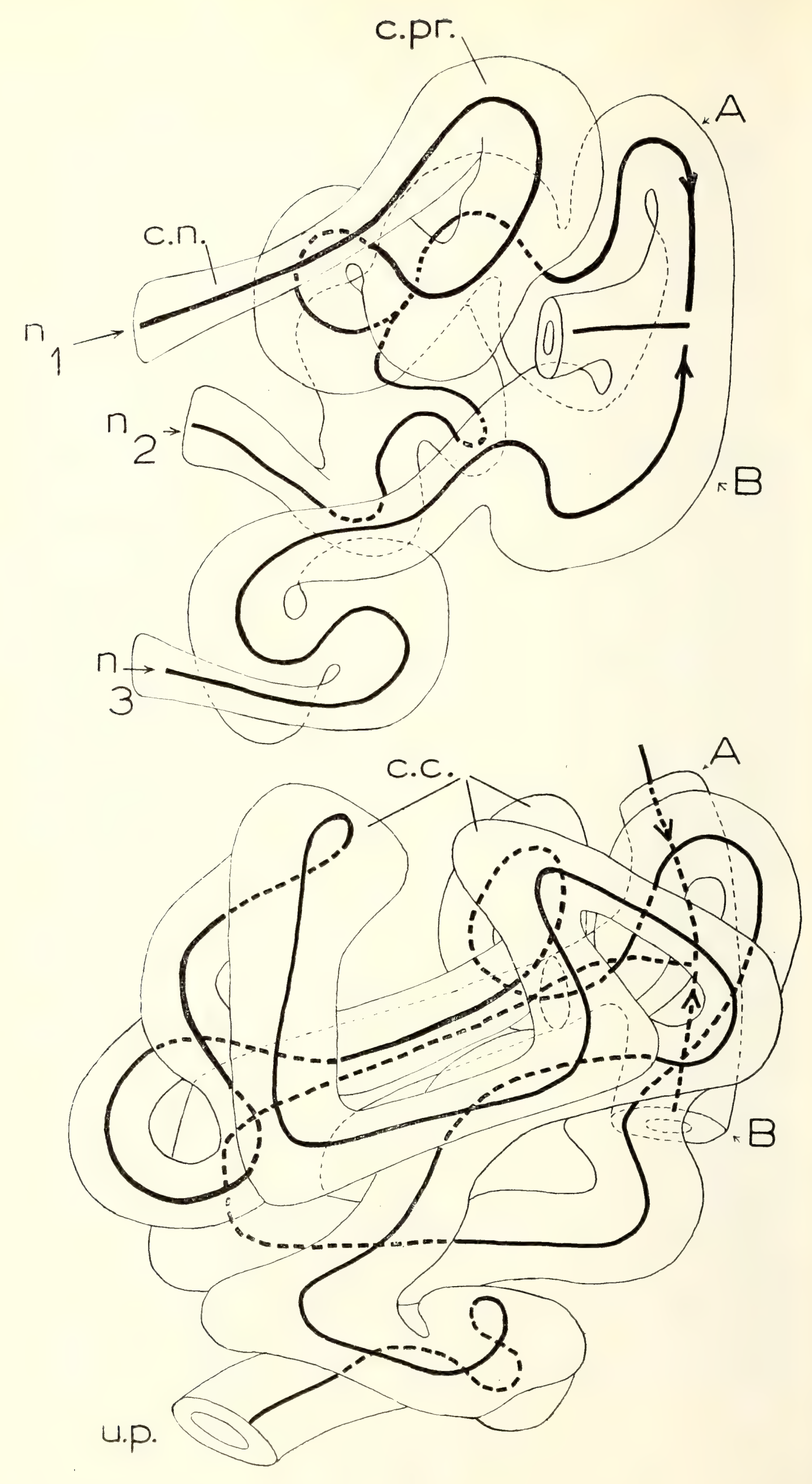


Fig. 4.

bule néphrostomial est celle du néphrostome médian (voir figure 5). Ces faits traduisent l'existence de rétrécissements localisés de la paroi cœlomique dont il est encore difficile de préciser le mécanisme exact. On peut néanmoins signaler certains tassements régionaux de la somatopleure, lesquels, au même moment et au niveau de parties voisines, sont générateurs de l'ostium. Le vestibule néphrostomial commun se rétrécit de plus en plus et tend à se refermer sur lui-même. Il perd enfin sa communication avec le cœlome au moment où la paroi cœlomique le recouvre totalement par glissement en direction ventrale. Dès le stade 47, les canalicules néphrostomiaux sont isolés dans la masse du pronéphros de plus en plus désorganisée, ayant perdu leur communication avec les canaux pronéphrétiques, qui sont en voie de dégénérescence accentuée. Les reliquats néphrostomiaux, de plus en plus réduits, persistent jusqu'au stade final 54, où ils constituent les seuls restes du pronéphros encore décelables.

Il faut se garder de considérer comme valables pour tous les Anoures les données précédentes qui ne concernent que la Grenouille agile.

Nos recherches, ainsi que certains travaux antérieurs, ont fait apparaître d'assez larges variations. C'est ainsi que Hall (1904) décrit chez *Rana sylvatica* et *Hyla versicolor* des faits voisins, soit la confluence des trois néphrostomes selon des mécanismes comparables. Chez *Rana temporaria* (Gallien, 1944), seuls les néphrostomes 1 et 2 se réunissent, le troisième restant libre. C'est seulement une forte tendance à la réunion que manifestent les néphrostomes 1 et 2 de *Xenopus lævis* (Cambar, 1956), le troisième restant distinct des deux premiers.

Fig. 4.

Fig. 4. — Reconstruction graphique d'un pronéphros chez *Rana dalmatina*. (Aspect avant la métamorphose, d'après C. Dechambe.) Stade 39 (13 jours). Côté gauche. Vue ventrale.

Deux schémas partiels sont nécessaires pour rendre compte clairement de la complexité du pronéphros à ce stade.

En haut : reconstruction des trois néphrons complets jusqu'au début du tube collecteur.

En bas : reconstruction du tube collecteur seul.

Les lettres A et B servent de repères pour superposer les deux schémas. c. c. : canal collecteur; c. n. : canalicule néphrostomial; c. pr. : canal pronéphrétique; n_1, n_2, n_3 : les trois néphrostomes; u. p. : uretère primaire.

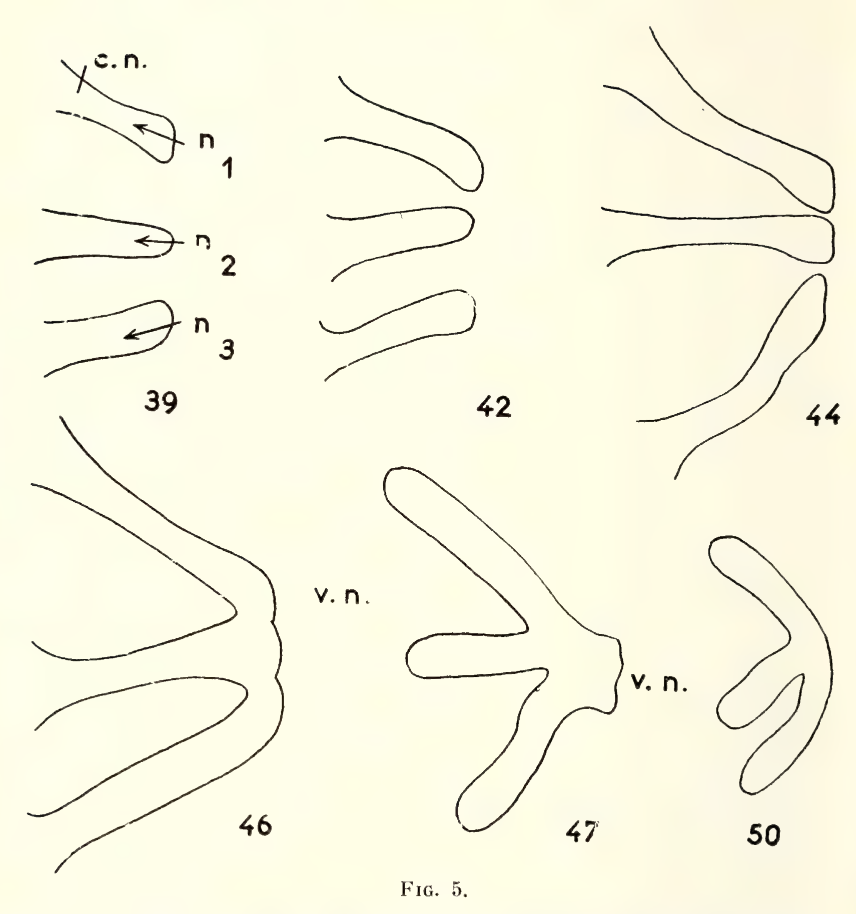


Fig. 5.

Evolution des néphrostomes et des canalicules néphrostomiaux au cours de la métamorphose *(Rana dalmatina)*.

c. n. : canalicule néphrostomial; n_1, n_2, n_3 : les trois néphrostomes; v. n. : vestibule néphrostomial commun. - Les chiffres indiquent le numéro d'ordre des stades larvaires (voir texte p. 6).

Chez *Bufo bufo* (M. Caralp, 1957), cette tendance à la confluence des deux premiers néphrostomes est faible, le troisième conservant sa situation isolée. Le mécanisme reste le même dans ses grandes lignes chez *Alytes obstetricans* (observations inédites de S. Martin). Les néphrostomes 1 et 2 tendent d'abord à se réunir (avec forte atrophie du premier), puis le troisième se rapproche des deux autres. La fusion des néphrostomes entre eux est exceptionnelle et empêchée, semble-t-il,

par leur situation respective particulière au niveau de plans frontaux nettement distincts.

Les faits que nous avons décrits chez *Rana dalmatina* représentent donc le terme ultime d'une tendance, toujours présente chez les Anoures, à la fusion complète des néphrostomes, selon le même mécanisme. Suivant les genres ou même les espèces, cette tendance est plus ou moins forte, s'exprime de manière plus ou moins complète, et la fusion qui en résulte atteint, en conséquence, des degrés différents. Les modalités de cette fusion présentent un intérêt particulier, puisque la formation de l'ostium serait, pour certains auteurs, tributaire du matériel néphrostomial dans l'état plus ou moins involué.

Aux stades 42 et 43, des troubles d'hydronéphrose apparaissent spontanément chez les larves; ils se manifestent par un gonflement parfois important des tubes du pronéphros. Bien que très fréquente, la présence de ces altérations tubulaires n'est pas absolument générale et, surtout, l'intensité de ces dernières est variable non seulement suivant les individus du même âge, mais aussi chez l'un ou l'autre pronéphros d'une même larve. Ces troubles sont causés par la restriction, de degré variable, de la perméabilité de l'uretère primaire, lequel subit à ce moment une désorganisation partielle. On peut vérifier sur coupes la correspondance existant entre l'importance des troubles d'hydronéphrose et le degré d'obstruction de l'uretère primaire (pl. II, A).

L'une des conséquences de cet accroissement de calibre des tubes du pronéphros est l'apparition de nouveaux rapports de contiguïté entre régions tubulaires jusqu'alors distantes et désormais plus ou moins rapprochées et comprimées. On observe assez fréquemment, à partir du stade 43, des confluences anormales pouvant devenir très étendues entre portions de tubes voisins. La fréquence et l'importance de ces phénomènes sont liées au degré d'hydronéphrose atteint. Dans certains cas extrêmes, le pronéphros devient une masse volumineuse, irrégulièrement lobée, partiellement dépourvue de toute structure tubulaire à l'exception des constituants néphrostomiaux restés inaltérés et du canal collecteur peu atteint (voir fig. 6).

Ces phénomènes paraissent posséder chez *Rana dalmatina* une importance exceptionnelle. Chez *Bufo bufo, Alytes* et *Xenopus,* ils sont moins étendus, limités à des gonflements

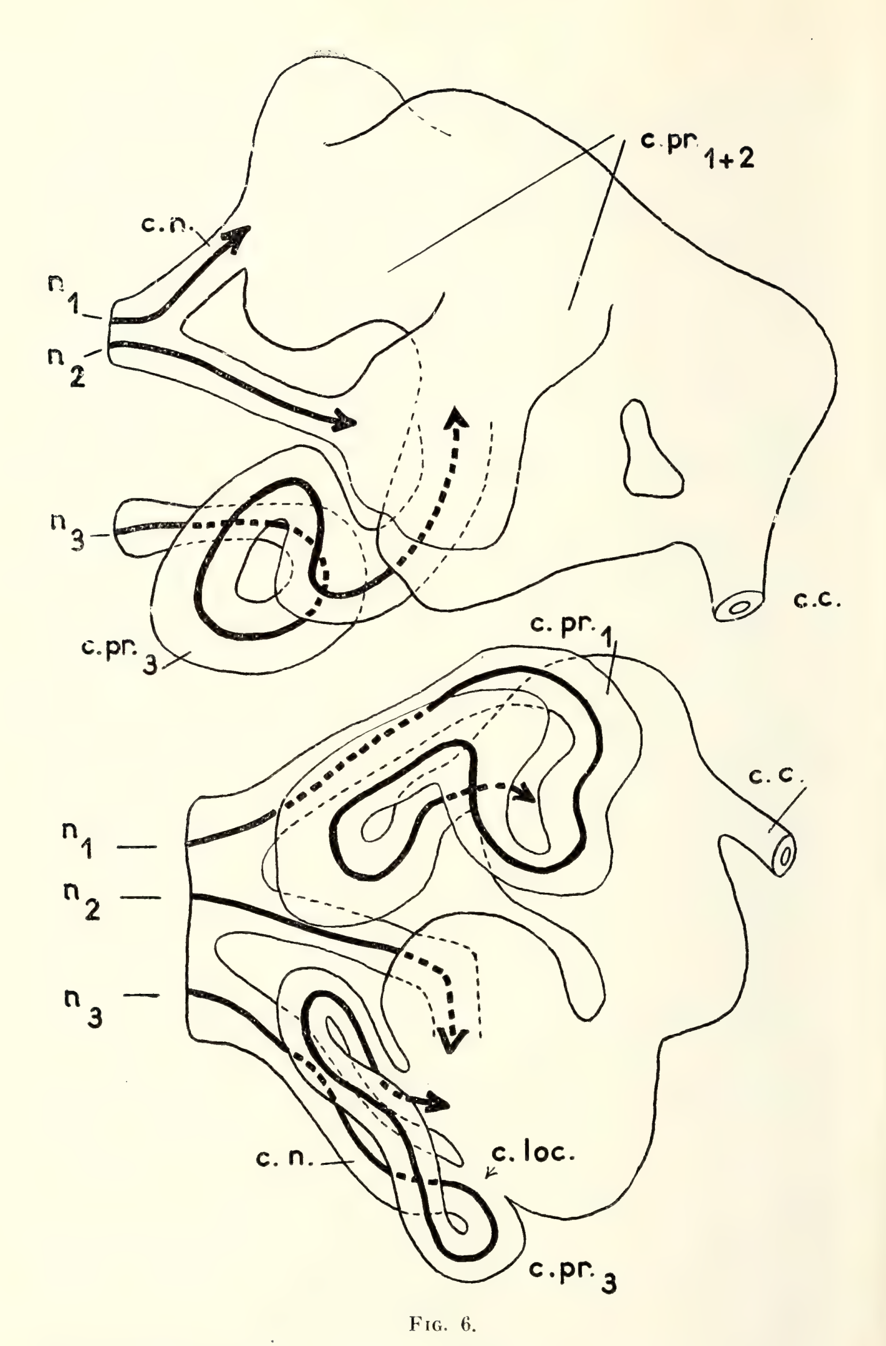


Fig. 6.

Deux pronéphros ayant subi des confluences étendues de plusieurs portions tubulaires, au cours de la métamorphose. — Reconstruction graphique chez *Rana dalmatina*.

En haut : stade 43 (29 jours); *en bas :* stade 46 (38 jours). Le canal collecteur n'est pas représenté. — c. c. : début du canal collecteur; c. loc. : confluence locale; c. n. : canalicule néphrostomial; c. pr. : canal pronéphrétique; n_1, n_2, n_3 : les trois néphrostomes, plus ou moins fusionnés.

et des déformations régionales des tubes, les confluences entre tubes n'étant qu'exceptionnelles et de faible amplitude.

Quelle que soit l'importance des modifications morphologiques subies par les tubes du pronéphros, ces derniers sont le siège de graves altérations de structure atteignant les cellules de l'épithélium tubulaire elles-mêmes. Nous allons examiner ces altérations.

B. — Phénomènes histologiques

A partir du stade 42, on observe une congestion notable du pronéphros, laquelle s'accentue progressivement. Les lacunes vasculaires sont peu à peu totalement envahies par des hématies. Sur coupes, le pronéphros prend alors un aspect presque compact, à l'exception des lumières tubulaires (pl. I, B). En même temps, se manifeste une infiltration leucocytaire de plus en plus marquée chez la larve âgée et qui persistera jusqu'à la fin de la résorption totale du pronéphros. Aux stades 43 et 44, une modification très importante de l'épithélium tubulaire apparaît. Elle n'atteint que les canaux pronéphrétiques et la partie amont et médiane du tube collecteur (soit les trois quarts environ de la longueur de ce tube). Les autres régions du pronéphros en sont indemnes et conservent leur structure presque normale malgré leur étirement (canalicules néphrostomiaux) ou leur calibre réduit (partie aval du tube collecteur et uretère primaire). L'épithélium tubulaire est alors plus épais. Ses cellules deviennent turgescentes; leur noyau est volumineux, fortement basophile, et leur cytoplasme prend l'aspect granuleux. Cette hypertrophie cellulaire provoque la saillie de chaque cellule à l'intérieur du tube, d'où l'aspect « festonné » particulier de la paroi interne, sur coupes. Les cellules perdent par place leur cohésion; certaines se séparent même de l'épithélium et s'observent à l'intérieur des tubes atteints. Ceux-ci subissent alors un début de désorganisation; la membrane basale n'est plus apparente que par place, ainsi que la mince gaine conjonctive périphérique (pl. I, C et E).

Au même moment, on observe de nombreuses mitoses dans l'épithélium des mêmes régions tubulaires. Il s'agit incontestablement des premiers signes d'activité de l'hormone thyroïdienne. L'action mitogénétique de cette hormone (déjà démontrée par de nombreux auteurs : Champy, Aron...) en est

PLANCHE I

A. — Aspect du pronéphros après étirement de ce dernier dans le sens dorso-ventral (coupe transversale). Stade 47. × 130.

B. — Envahissement du pronéphros par les globules sanguins. Stade 43. Coupe transversale. × 130.

C. — Début de la métamorphose des tubes pronéphrétiques (coupe transversale dans le canal pronéphrétique). Noter l'aspect « festonné » de l'épithélium tubulaire. Coupe transversale. Stade 44. × 260.

D. — Uretère primaire en voie de désorganisation (flèche). × 660.

E. — Aspect détaillé de l'épithélium tubulaire (canal pronéphrétique) au moment du début de la métamorphose. Observer la désorganisation partielle des tubes. Une cellule est en voie de division (flèche). Coupe transversale. Stade 44. × 660.

F. — Larve expérimentale, précocement traitée par de faibles doses de thyroxine. Noter l'aspect des tubes pronéphrétiques identique à celui des larves normales plus âgées au début de leur métamorphose. (Comparer avec la figure voisine, E). Coupe transversale, × 260.

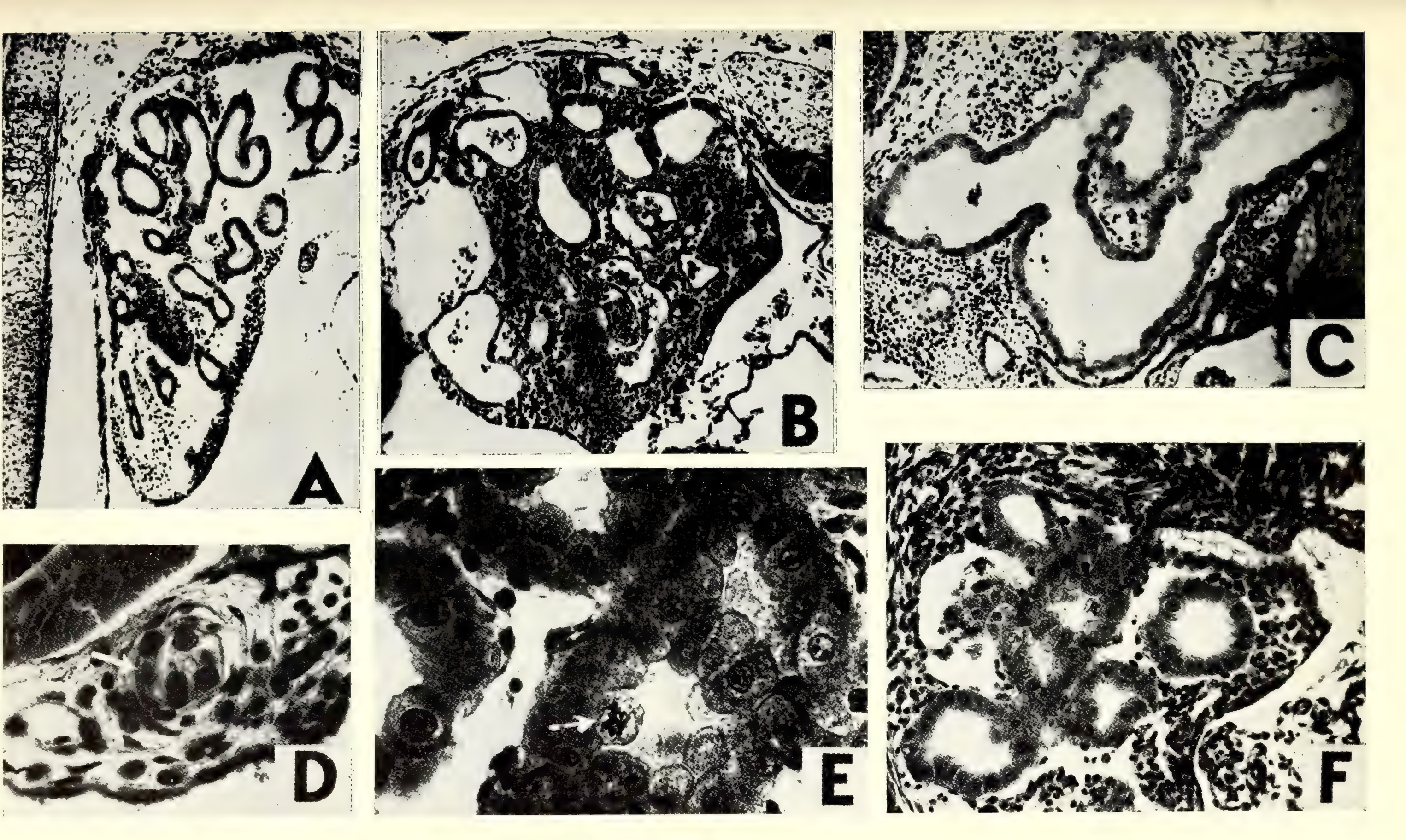


PLANCHE I

PLANCHE II

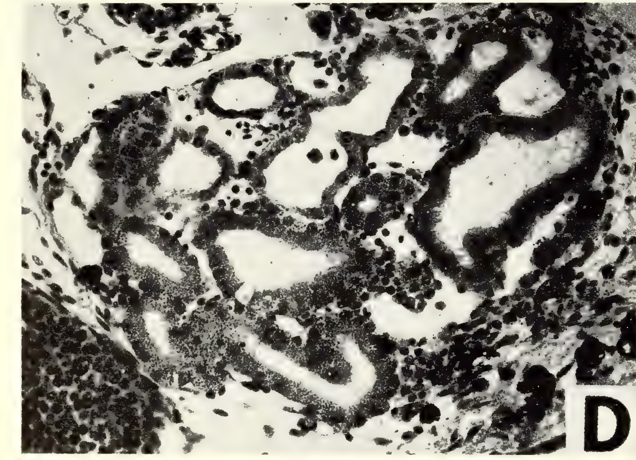
A. — Tubes du pronéphros altérés par rétention du liquide filtré (hydronéphrose). Noter l'amincissement de l'épithélium tubulaire. Coupe transversale. Stade 43. × 190.

B. — Aspect des tubes du pronéphros à la fin de la métamorphose normale. Noter l'aspect vacuolaire et granuleux du cytoplasme. Destruction de l'épithélium tubulaire. Stades 47-48. × 260.

C. — Larve expérimentale, ayant subi un traitement antithyroïdien prolongé. Fixation deux mois après la métamorphose des témoins. Observer l'aspect « rénové » des tubes pronéphrétiques, identique à celui des tubes de la figure E (larve normale au début de la métamorphose). × 130.

D. — Larve expérimentale. Action de fortes quantités de thyroxine. Observer l'identité d'aspect de presque tous les tubes (canal pronéphrétique et partie « amont » du tube collecteur) avec ceux de la figure B. Au contraire, les tubes situés en haut, à droite, sont peu atteints; ils constituent la partie aval du tube collecteur. × 260.

E. — Aspect « rénové » des tubes pronéphrétiques (canal pronéphrétique). Hyperplasie et tassement des cellules de l'épithélium tubulaire. Stades 45-46. Coupe transversale. × 260.



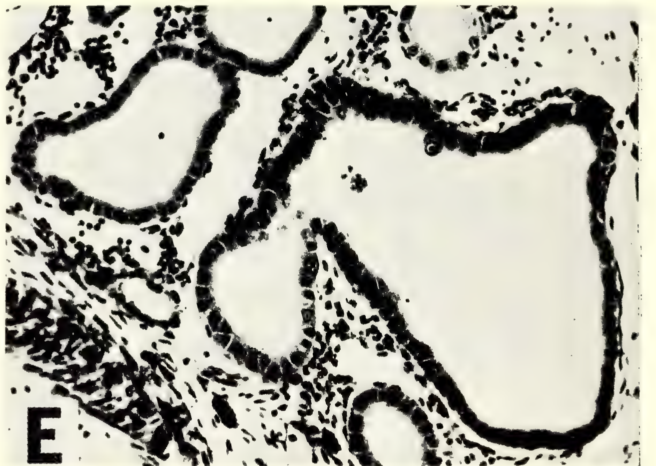


PLANCHE II

la manifestation la plus immédiate et la plus tangible. Les zones au niveau desquelles elle s'exerce (tubes pronéphrétiques et région antérieure du tube collecteur) doivent donc posséder le seuil de réactivité le plus bas à la thyroxine. Remarquons que cette désorganisation tubulaire, partielle et temporaire, conséquence première du début de l'activité thyroïdienne, est la cause profonde des phénomènes morphologiques déjà mentionnés, confluences tubulaires en particulier. Ces dernières ne s'observent, en effet, qu'au niveau des régions tubulaires atteintes.

Ces altérations régionales de l'épithélium tubulaire ne sont que temporaires. Au stade 45, l'état de l'épithélium se régularise. On n'observe plus de mitoses. Les cellules reprennent leur taille normale, leur disposition régulière, et paraissent même être comprimées les unes contre les autres. La densité cellulaire est, en effet, plus élevée qu'avant les désordres décrits. Elle a presque doublé dans certaines régions, ainsi qu'on peut le compter sur coupes. L'épithélium tubulaire a acquis un nouvel aspect appelé par nous « rénové ». Le calibre des portions « rénovées » est agrandi, ce qui, joint à l'accroissement de la densité cellulaire, témoigne de l'activité mitotique pendant la période de désorganisation temporaire. Les portions tubulaires non encore atteintes conservent leur structure presque normale, mais leur calibre devient de plus en plus réduit (pl. II, E).

A cet état, l'involution du pronéphros paraît se stabiliser pendant les stades 45, 46, 47. Néanmoins, au cours de cette période, le pronéphros cesse d'être fonctionnel. Le glomus ne filtre plus, ses communications aortiques étant oblitérées. Le liquide déjà filtré au cours des stades antérieurs, accumulé dans les tubes distendus, est progressivement résorbé; les troubles d'hydronéphrose s'atténuent. La partie aval du tube collecteur, ainsi que l'uretère primaire, deviennent imperméables. Vers les stades 46, 47, leur lumière centrale est indistincte et, conséquence immédiate de la cessation d'activité physiologique, la partie dianéphrétique de l'uretère primaire commence à se désorganiser (Cambar, 1954). Bientôt, il ne persistera plus de cette région urétérale que quelques cellules éparses au sein d'une traînée leucocytaire, elle-même entourée d'une gaine conjonctive qui souligne l'emplacement de l'uretère. Mais sans aucune exception, l'uretère primaire conserve sa structure inaltérée dans sa partie postérieure, 50 à 100 μ environ avant le niveau antérieur du mésonéphros et en face

de ce dernier. Le mésonéphros exerce, en effet, une influence conservatrice sur la structure de l'uretère primaire adjacent (Cambar, 1948) (voir l'aspect désorganisé de l'uretère primaire, pl. I, D).

Vers la fin du stade 47, et au stade 48, la dégénérescence du pronéphros s'accélère brusquement. Elle devient alors très rapide, si bien que le degré de désorganisation de chacun des pronéphros d'un même têtard peut être différent. Ces phénomènes involutifs sont brutaux et intéressent la presque totalité des tubes du pronéphros (canalicules néphrostomiaux exceptés) dont les structures s'effondrent rapidement. Le calibre des tubes diminue. La lumière tubulaire est de plus en plus étroite puis disparaît. Les limites de l'épithélium s'effacent, les contours cellulaires deviennent indistincts, les noyaux de moins en moins colorables. Ces phénomènes involutifs deviennent intenses au cours du stade 48, si bien que les tubes semblent se résorber sur place, dans la masse des leucocytes infiltrés. Les reliquats des tubes du pronéphros ne sont alors constitués que de petits nodules fortement éosinophiles, aux contours réguliers, entourés de quelques fibres conjonctives et noyés au sein de la masse des leucocytes. Observer (pl. II, B) l'aspect du pronéphros vers la fin de la métamorphose.

Vers la fin du stade 48, l'involution du système pronéphrétique est donc presque totale. Seules persistent jusqu'à la fin de la métamorphose les structures néphrostomiales. Elles sont très fortement raccourcies, dépourvues de ciliation bien apparente et de lumière centrale, et isolées de la masse pronéphrétique depuis l'involution des canaux pronéphrétiques. Elles sont faciles à mettre en évidence à cause de leur forte éosinophilie. Elles se résorbent lentement, conservant jusqu'à leur complète disparition la marque de la triple confluence des canalicules néphrostomiaux.

Notons enfin que la première ébauche de l'ostium apparaît au cours de ces mêmes stades 47 et 48.

Bien que l'involution du pronéphros soit très rapide, l'observation détaillée de ses modalités au niveau des diverses portions tubulaires appelle une remarque importante. Les canaux pronéphrétiques ainsi que la partie amont et moyenne du tube collecteur (régions déjà « rénovées ») paraissent se désagréger plus lentement que la partie aval. Bien que les plus sensibles aux faibles doses de thyroxine, auxquelles elles ont réagi par une partielle désorganisation temporaire, ces

régions ne possèdent pas une réactivité plus vive, au contraire, semble-t-il, à des taux progressivement plus élevés de l'hormone thyroïdienne.

On peut se demander pourquoi le canal collecteur, long tube d'aspect homogène, réagit différemment à la thyroxine suivant la région considérée : la partie amont et médiane involuant comme les tubes pronéphrétiques, la partie aval dégénérant comme la partie dianéphrétique de l'uretère primaire. L'explication réside, sans doute, dans l'origine embryonnaire différente de ces deux parties du tube collecteur. La partie aval, en effet, est édifiée par la région antérieure du blastème urétéral lui-même. Celui-ci s'étend vers l'avant, légèrement au-delà des somites où il prend naissance (sixième et postérieurs) pour déborder dans le cinquième somite, au-dessous et au contact du blastème pronéphrétique situé dans les somites 3, 4 et 5. La région tubulaire qui sera édifiée par cette dernière portion blastématique antérieure assure donc la jonction entre l'uretère primaire et les constituants pronéphrétiques proprement dits. La partie moyenne et amont du tube collecteur a, au contraire, même origine embryonnaire que les canaux pronéphrétiques et provient de l'épaississement somatopleural qui est générateur de la presque totalité de la masse pronéphrétique; cette disposition a été observée chez *Rana fusca* par Van Geertruyden (1942) et par nous-même chez *Rana dalmatina*. Les faits décrits plus haut, pendant la métamorphose, ne concernent, pour le moment, que cette dernière espèce.

V. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INVOLUTION DU SYSTÈME PRONÉPHRÉTIQUE

Cette étude a été effectuée chez des larves de Grenouille agile *(R. dalmatina)* au moyen de métamorphoses anticipées (thyroxine) ou différées (aminothiazol). Le traitement a presque toujours été commencé au stade 39, début de la métamorphose. Nous avons utilisé des solutions de thyroxine dont le titre est compris entre $1/5 \times 10^{-7}$ et $1/5 \times 10^{-5}$, et une seule solution d'aminothiazol dont la concentration était de 0,1 p. 1.000.

Nous savons que la succession normale et rigoureuse des épisodes de la métamorphose est déterminée par des seuils différents de réactivité à la thyroxine des organes compétents

(consulter Bounhiol, 1942 et Abeloos, 1956), seuils graduellement atteints par l'accroissement de la quantité d'hormone sécrétée par la glande thyroïde. L'étude descriptive précédente permet de supposer l'existence de tels seuils différents possédés par les divers constituants du système pronéphrétique. L'étude expérimentale qui suit confirme cette hypothèse, puisqu'elle a permis de faire apparaître tel ou tel phénomène involutif par l'administration de quantités de thyroxine anormales pour le stade larvaire considéré. Nous résumons l'ensemble des résultats obtenus, sans nous étendre sur les difficultés rencontrées ni les méthodes utilisées pour comparer les larves traitées et les larves témoins appartenant aux stades types de référence.

Le pronéphros est composé d'éléments cellulaires qui diffèrent tant par leur origine embryonnaire que par les modalités de leur régression au moment de la métamorphose, ainsi que nous venons de l'observer.

En effet, on peut y distinguer :

a) Le matériel cellulaire néphrostomial, cilié, d'origine cœlomique.

b) Le matériel cellulaire pronéphrétique proprement dit (canaux pronéphrétiques, partie amont et médiane du tube collecteur), provenant de l'épaississement somatopleural.

c) Le matériel cellulaire urétéral au sens large : partie aval du tube collecteur (et uretère primaire), issu du blastème urétéral.

Examinons successivement les résultats expérimentaux obtenus à l'égard de chacun de ces constituants.

1° La confluence des néphrostomes, l'étirement des canalicules néphrostomiaux ainsi que les modalités de leur involution très lente et tardive ne sont pas modifiés par le traitement à la thyroxine, quelle que soit la dose utilisée. On n'a jamais constaté, en particulier, la dégénérescence précoce des canalicules néphrostomiaux à quelque degré que ce soit. Ce matériel cellulaire ne possède donc pas de sensibilité particulière à la thyroxine. Il dégénère très lentement et seulement en dernier lieu, longtemps après la perte de toute communication avec les autres portions tubulaires et la cessation de toute activité fonctionnelle. Néanmoins, l'involution des éléments néphrostomiaux n'est pas indépendante de celle des autres régions du pronéphros. Elle n'est pas fixée dans le temps, mais, au contraire, suit le sort subi par l'ensemble du

système pronéphrétique, que l'involution de ce dernier soit retardée ou accélérée. En somme, l'originalité des canalicules néphrostomiaux réside dans leur dégénérescence très lente et tardive, selon des modalités très différentes de celles affectant le reste du pronéphros, par suite de leur compétence nulle (ou très faible) à l'égard de l'hormone thyroïdienne.

2° Au contraire, le matériel cellulaire pronéphrétique proprement dit réagit précocement à des quantités de thyroxine très faibles. Il apparaît, rappelons-le, de nombreuses mitoses, des altérations cellulaires diverses, une désorganisation partielle des tubes, suivie de restauration sous l'aspect « rénové » déjà décrit. Ces phénomènes atteignent l'intensité la plus forte avec les doses de thyroxine les plus faibles que nous avons utilisées ($1/5 \times 10^{-7}$). Ils apparaissent prématurément chez des larves nettement plus jeunes que celles chez lesquelles ils se développent normalement. Il est remarquable de constater que ces régions primitivement altérées, non seulement reprennent leur aspect normal, plus condensé même (aspect « rénové »), mais encore deviennent moins sensibles désormais à la thyroxine, comme si la première action de celle-ci avait été d'avoir élevé le seuil de réactivité des tissus primitivement les plus sensibles (pl. I, F).

Si, au lieu de doses faibles, on utilise des doses moyennes de thyroxine ($1/5 \times 10^{-6}$), on n'observe pratiquement plus de mitoses, ni de désorganisation des tubes avec altération cellulaire. Dans ce cas, les zones tubulaires, reconnues déjà les plus fragiles, atteignent d'emblée une sorte d'état « rénové » semblable à celui déjà décrit, mais dont la densité cellulaire est plus faible.

Enfin, l'emploi de fortes doses de thyroxine ($1/5 \times 10^{-5}$) provoque toujours, au niveau des mêmes régions cellulaires, la désorganisation brutale et définitive de l'épithélium tubulaire ainsi que la dégénérescence des cellules, dont le cytoplasme devient granuleux, vacuolaire et d'une coloration jaunâtre. On reconnaît ainsi facilement l'état terminal de la dégénérescence observée chez les larves normales, lequel, dans ce cas expérimental, est directement atteint (pl. II, D).

D'après les doses de thyroxine utilisées, on obtient donc une réponse des tubes pronéphrétiques qui correspond à un degré déterminé de leur involution normale. Il devient désormais expérimentalement possible, chez des larves primitivement thyroïdectomisées, de mesurer la quantité de thyroxine qui détermine chacun des degrés de cette involution.

Les résultats obtenus, après traitement antithyroïdien à l'aminothiazol, confirment les données précédentes. Un à deux mois après la métamorphose des témoins, les individus traités sont encore à l'état de larves. Les tubes pronéphrétiques de ces dernières possèdent alors l'aspect « rénové », caractéristique de l'action précoce de petites quantités de thyroxine. Dans ce cas, également, les récepteurs les plus sensibles (tubes pronéphrétiques, partie amont et médiane du tube collecteur) ont donc été atteints par de faibles quantités de thyroxine, très lentement sécrétées par la glande thyroïde dont l'activité fonctionnelle est puissamment freinée par l'action indirecte de l'aminothiazol (pl. II, C).

3° Le matériel cellulaire urétéral, au sens large (partie aval du tube collecteur et uretère primaire) ne dégénère qu'en présence de quantités relativement importantes de thyroxine. Les premiers signes de dégénérescence dont nous avons indiqué l'importance variable paraissent dus aux altérations fonctionnelles du pronéphros, et non aux hormones métamorphogènes. L'étude expérimentale n'a fait que confirmer, et même parfois accentuer, l'existence de variations individuelles importantes, encore inexpliquées. Ces variations s'observent non seulement chez des individus de même âge, identiquement traités, mais encore chez les deux uretères primaires d'un même individu. A notre avis, les résultats sont obscurcis par l'intervention simultanée de deux facteurs involutifs : la cessation de l'activité fonctionnelle du pronéphros conservatrice des structures urétérales et l'action morpholysante de la thyroxine. Il est encore difficile de mesurer la part qui revient à chacun d'eux. Cette incertitude, ainsi que les variations individuelles capricieuses de la restriction ou de l'inhibition du fonctionnement du pronéphros expliquent la difficulté d'apporter ici une interprétation claire des faits observés.

VI. — DISCUSSION ET CONCLUSION

L'ensemble des résultats qui viennent d'être exposés apporte des renseignements sur les facteurs et modalités de l'involution du système pronéphrétique, au moment de la métamorphose des Amphibiens Anoures. On peut, désormais, apporter à certaines questions une réponse satisfaisante et,

dépassant l'étude descriptive, aborder la causalité des phénomènes observés.

Trois catégories de facteurs, d'inégale importance, exercent leur influence simultanée ou successive sur l'involution du système pronéphrétique : facteurs mécaniques, fonctionnels et humoraux.

Les facteurs mécaniques, indirects ou directs, sont : des modifications de la forme générale du corps de la larve, des tassements cellulaires régionaux de la paroi cœlomique, des dilatations tubulaires par rétention de liquide, des compressions diverses. Ils modifient la forme générale du pronéphros et les rapports topographiques des divers constituants (néphrostomiaux en particulier).

Les facteurs fonctionnels sont liés à l'affaiblissement ou à la cessation de l'activité physiologique du pronéphros. L'absence de fonctionnement de toute partie de ce dernier exerce une influence désorganisatrice sur la forme et la structure des tubes pronéphrétiques situés en aval, et de l'uretère primaire.

Les facteurs humoraux sont les plus importants. Ils sont constitués par les sécrétions hormonales de la glande thyroïde. D'après la nature des territoires pronéphrétiques, l'hormone thyroïdienne est soit mitogénétique, soit morpholysante, soit inactive. Nous trouvons donc ici, réunis chez un même organe, les trois modes possibles de réponse des territoires organiques à une même substance morphogène. Nous savons que l'action mitogénétique est la plus précoce, qu'elle s'exerce sur les tubes pronéphrétiques et le tube collecteur (partie amont et médiane) et seulement si l'hormone est en très faible quantité. Ces régions possèdent le seuil le plus bas de réactivité à la thyroxine. Malgré leur désorganisation partielle et temporaire, ces zones tubulaires reprennent bientôt un aspect presque normal et sont même agrandies. En conséquence de ces modifications préalables, elles acquièrent un seuil de réactivité plus élevé à la thyroxine, les protégeant, au moins temporairement, contre l'action ultérieure de l'hormone. Il est séduisant d'interpréter ces phénomènes comme une ébauche de morphogenèse partielle, en fait sans conséquences durables ni tangibles, puique les structures modifiées, bien que devenues moins sensibles à la thyroxine, vont bientôt s'effondrer sous l'influence destructrice d'une sécrétion hormonale progressivement accrue.

L'action morpholysante succède à l'action mitogénétique. Elle ne se manifeste qu'au moment où les quantités de thyroxine sont devenues importantes. Elle s'exerce sur le matériel urétéral (au sens large) ainsi que sur les tubes préalablement « rénovés ». Seuls, les canalicules néphrostomiaux en sont indemnes. Cette action lysante est brutale et provoque, en très peu de temps, une véritable fonte cellulaire des tubes atteints.

Le mécanisme d'intervention de la thyroxine au niveau des territoires compétents reste obscur. Agit-elle directement, par une véritable toxicité à l'égard des récepteurs, dont elle modifierait ou inhiberait certains métabolismes essentiels (hydriques) ? Ou bien agit-elle indirectement, en favorisant chez les récepteurs l'édification ou l'activation de systèmes enzymatiques morpholysants ? Ou bien les deux modes d'action sont-ils successifs, ou simultanés ? L'examen détaillé des récepteurs suggère l'intervention d'une action enzymatique protéolytique, déclenchée avec brutalité, au moment où la quantité d'hormone sécrétée atteint un certain taux dans l'organisme. On peut alors supposer que, auparavant, les faibles doses de thyroxine primitivement sécrétées au début de la métamorphose exerceraient sur les récepteurs une action préparatoire à la mise en jeu des facteurs protéolytiques. Cette hypothèse est à rapprocher des conclusions du très bel ensemble de recherches descriptives et expérimentales effectuées récemment par Et. Wolff et ses collaborateurs chez les Oiseaux, et concernant l'involution du système müllérien chez les embryons mâles sous l'influence de la sécrétion précoce de substances androgènes. Les recherches en cours (C. Dechambe) se proposent de vérifier nos présomptions, en particulier la mise en activité d'un système enzymatique protéolytique. Mais elles n'ont pas donné de résultats positifs susceptibles d'être encore mentionnés.

Enfin, la thyroxine est sans action particulière sur l'appareil filtrant et les canalicules néphrostomiaux. Ces derniers, fortement raccourcis, dégénèrent très lentement et sont encore apparents vers la fin de la métamorphose (stades 53, 54) sous l'aspect de petites masses cellulaires fortement éosinophiles. Le glomus, bien que non fonctionnel depuis un stade relativement précoce, est encore plus persistant, puisque, même fortement réduit, on peut l'observer plusieurs jours après la fin de la métamorphose sous la forme d'un petit nodule cellulaire compact.

Il est donc possible d'établir une gradation des divers constituants pronéphrétiques, eu égard à leur seuil respectif de réactivité à la thyroxine. L'existence désormais démontrée de ces seuils différents explique la succession chronologique des divers phénomènes involutifs, activés à tour de rôle, dans un ordre immuable, au fur et à mesure de l'accroissement de la quantité d'hormone sécrétée. Des recherches expérimentales effectuées à l'aide de solutions titrées de thyroxine restent à effectuer chez des larves précocement thyroïdectomisées pour apporter à ces phénomènes des précisions quantitatives.

L'involution du pronéphros reçoit donc désormais une interprétation cohérente qui s'accorde avec nos conceptions générales sur les modalités d'action des facteurs métamorphogènes chez les Amphibiens Anoures. Elle est également en accord avec nos connaissances embryologiques sur l'origine embryonnaire des divers constituants cellulaires du pronéphros. Celles-ci se trouvent ainsi indirectement confirmées, s'il en était besoin. En effet, nous avons déjà dit que le pronéphros est un organe composite. Chacune de ses parties réagit différemment à la thyroxine, selon son origine embryonnaire, mais en concordance avec les structures non néphrétiques issues des ébauches embryonnaires de même nature qu'elles. Une nouvelle fois, nous nous heurtons, en dernière analyse, au problème du déterminisme des réactivités locales différentes, au moment de la différenciation embryonnaire.

Organe temporaire chez l'embryon et la jeune larve, le pronéphros disparaît totalement et brusquement à un stade déterminé. Nous avons montré que les facteurs métamorphogènes sont capables, plus précocement, d'exercer leur action involutive et de provoquer la dégénérescence prématurée du pronéphros. Cet organe est donc déjà compétent à l'action de la thyroxine chez des larves encore éloignées de la période de métamorphose.

Il paraît donc possible de répondre à la question, toujours présente à l'égard des organes temporaires subissant une disparition totale et brusque, qui est de savoir si leur durée est déterminée, au moins en partie, par des facteurs intrinsèques, ou au contraire, liée à l'action de facteurs externes, de nature topographique ou humorale. L'obtention de la métamorphose anticipée du pronéphros donne déjà une réponse affirmative à la dernière hypothèse. Celle-ci est, en outre, confirmée par les résultats obtenus après traitement antithyroïdien à l'aminothiazol. En effet, ce traitement prolonge

considérablement la durée de la vie larvaire. Le pronéphros subit cette sorte de « vieillissement » pendant la prolongation de la durée de vie, tout en conservant les structures typiques de tous ses tubes. On peut donc augmenter (doubler, même tripler) la durée de son existence. Chez *R. dalmatina,* par exemple, deux mois après la métamorphose des larves témoins, le pronéphros des larves traitées présente le même aspect que celui des larves normales plus jeunes ayant atteint, dans les délais normaux (donc plus rapides), le même degré peu avancé de métamorphose. Le pronéphros suit donc, pour son involution, le sort des autres organes de la larve. Néanmoins, Delsol (1952) observe que le pronéphros involue relativement plus vite que les autres organes, chez des larves de Discoglosse traitées à l'aminothiazol et conservées trois ou quatre mois après la métamorphose des témoins. Dans ce cas, le pronéphros manifesterait donc une certaine indépendance à l'égard des facteurs involutifs métamorphogènes généraux. La différence de matériel utilisé et de durée des expériences suffit-elle à expliquer la légère divergence des résultats ? Il est nécessaire d'entreprendre des recherches nouvelles pour préciser, chez ces deux espèces d'Anoures, les modalités exactes de l'involution du pronéphros, au cours des métamorphoses les plus longuement retardées [1].

Quoi qu'il en soit, le pronéphros est un organe temporaire, uniquement larvaire, dont le fonctionnement n'est que transitoire. Il disparaît totalement ne laissant chez la larve âgée ou l'adulte aucun reliquat. Cette affirmation appelle un commentaire.

Au moment où le pronéphros des Anoures involue, le pavillon génital femelle (ou ostium) est édifié par l'épithélium cœlomique au voisinage immédiat des reliquats pronéphrétiques de nature néphrostomiale. Ces faits ont suggéré l'existence de rapports étroits entre les deux structures, néphrétique et ostiale, en particulier la participation du matériel cellulaire néphrostomial à l'édification de l'ostium. Cette participation, certaine chez les Urodèles, est encore controversée chez les Anoures. Il vient d'être récemment observé (C. Dechambe, 1956; R. Cambar et C. Dechambe, 1958) et expérimentalement démontré (C. Dechambe, 1958) que chez *R. dalmatina,* l'édification de l'ostium est indépendante de tout matériel cellulaire pronéphrétique. Chez le Xenope, le

(1) Ces recherches sont actuellement en cours (R. Cambar et M. Delsol).

Crapaud commun et l'Alyte, les résultats obtenus jusqu'à présent doivent permettre, avec plus de difficulté toutefois, de généraliser cette affirmation.

Ainsi, aucun reliquat du matériel cellulaire pronéphrétique ne paraît être utilisé par la larve en vue d'édifier des structures nouvelles, même sous la forme cellulaire plus ou moins dédifférenciée. Tout au plus, et encore à titre d'hypothèse, est-il permis de supposer la possibilité d'un réemploi de substances biochimiques issues de son involution, soit pour favoriser l'édification de certaines structures de l'adulte (appartenant à l'appareil génital), soit pour déterminer la situation de celles-ci. Malgré la disparition complète de ses structures organiques, le pronéphros serait ainsi capable de jouer un certain rôle dans l'organogenèse de l'individu adulte.

Abandonnant les hypothèses, l'expérience nous montre, d'autre part, que le système pronéphrétique exerce une influence décisive sur la morphogenèse du mésonéphros chez les Amphibiens et les Oiseaux. En dépit de l'absence de preuves expérimentales, il paraît raisonnable d'étendre à l'ensemble du phylum des Vertébrés son rôle générateur à l'égard du mésonéphros, rôle qui s'étend ensuite, indirectement, aux différenciations sexuelles de ce dernier. Il possède donc une importance ontogénétique particulière. Encore présent chez l'adulte de certains Vertébrés inférieurs, déjà seulement fonctionnel chez la jeune larve des Amphibiens, mais uniquement vestigiel chez l'embryon des Vertébrés supérieurs, le système pronéphrétique possède aussi une signification évolutive intéressante, laquelle, ne pouvant être développée, mérite néanmoins d'être évoquée en conclusion.

(Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences, Bordeaux.)

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Abeloos (M.). — Les Métamorphoses. A. Colin, édit., Paris, 1956.

Bounhiol (J.-J.). — Le déterminisme des métamorphoses chez les Amphibiens Anoures. Actualités scientifiques, Hermann, édit., Paris, 1942.

Cambar (R.). — Recherches expérimentales sur les facteurs de la morphogenèse du mésonéphros chez les Amphibiens Anoures. *Bull. Biol.*, 1948, **82**, 214.

Cambar (R.). — Données récentes sur le développement du système pronéphrétique chez les Amphibiens (Anoures en particulier). *Ann. Biol.*, 1949, **25**, 115-130.

Cambar (R.). — Influence du fonctionnement du pronéphros sur la morphogenèse de l'uretère primaire, chez l'embryon de Grenouille. *C. R. Acad. Sciences*, 1954, **238**, 2191.

CAMBAR (R.). — Normal table of *Xenopus lævis*. A systematical and chronological survey of the development from the fertilized egg till the end of metamorphosis. Hubrecht Laboratory, edit., Utrecht, 1956. The development of the nephric system, p. 130.

CAMBAR (R.) & MARROT (Br.). — Table chronologique du développement de la Grenouille agile *(Rana dalmatina* Bon.). *Bull. Biol.*, 1954, **88,** 168-177.

CAMBAR (R.) & DECHAMBE (C.). — Le matériel cellulaire néphrostomial du pronéphros ne participe pas à l'édification du pavillon génital femelle (ostium) ; observation chez la Grenouille agile *(Rana dalmatina* Bon.). *C. R. Acad. Sciences*, 1958, **246,** 174.

CARALP (M.). — Etude descriptive du système pronéphrétique chez l'embryon et la larve de Crapaud commun *(Bufo bufo* L.). Diplôme d'Etudes Supérieures, Bordeaux, février 1957.

DALCQ (A.). — Contribution à l'étude du potentiel morphogénétique chez les Anoures. *Arch. Biol.*, 1941, **53,** fasc. 1, p. 14.

DECHAMBE (C.). — Involution du système pronéphrétique pendant la métamorphose de la larve de Grenouille agile *(Rana dalmatina* Bon.). I. Etude descriptive. II. Etude expérimentale chez les larves prématurément métamorphosées par traitement à la thyroxine. Diplôme d'Etudes Supérieures, Bordeaux, décembre 1956.

DECHAMBE (C.). — L'absence précoce du pronéphros n'altère pas le développement du pavillon génital femelle (ostium) : démonstration expérimentale chez la Grenouille agile *(Rana dalmatina* Bon.). *C. R. Acad. Sciences*, 1958, sous presse.

DELSOL (M.). — Action du thiouracile sur les larves de Batraciens. Néoténie expérimentale. Rôle de l'hypophyse dans ce phénomène. *Arch. Biol.*, 1952, **63,** 279-392.

FEYEL (P.). — Le tube urinaire de la série animale. Thèse Sciences. Le François, édit., Paris, 1935.

FIELD (H. H.). — The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. *Bull. Mus. of comp. Zoology*, Harvard college, 1891, **21,** 261-340.

GALLIEN (L.) — Recherches expérimentales sur l'organogenèse sexuelle chez les Batraciens Anoures. *Bull. Biol.*, 1944, **78,** 257-359.

GIPOULOUX (J.-D.). — Recherches descriptives et expérimentales sur le développement du Crapaud commun *(Bufo bufo* L.). II. Recherches expérimentales sur les modalités d'édification de l'uretère primaire. Diplôme d'Etudes Supérieures, Bordeaux, 1956.

HALL (R. W.). — The development of the mesonephros and Müllerian ducts in Amphibia. *Bull. Mus. of comp. Zoology*, 1904, **45,** 29.

JAFFEE (O.). — Morphogenesis of the pronephros of Leopard frog *(Rana pipiens)*. *Journ. of Morphol.*, 1954, **95,** 109-118.

VAN GEERTRUYDEN (J.). — Quelques précisions sur le développement du pronéphros et de l'uretère primaire chez les Amphibiens Anoures. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 1942, **73,** 180.

WOLFF (Et.). — Le déterminisme de l'atrophie d'un organe rudimentaire : le canal de Müller des embryons mâles d'Oiseaux. *Experientia*, 1953, **9,** 121.

Discussion

M. ABELOOS. — La première réaction (rénovation) de l'épithélium qui le rend plus résistant à l'action ultérieure de l'hormone est un fait très curieux. N'observerait-on pas, dans le pronéphros, suivant la dose hormonique, soit la réaction

d'un organe qui subsisterait chez l'adulte, soit la réaction de l'organe qui subit l'histolyse.

M. Cambar. — Je remercie M. Abeloos de cette intéressante remarque. L'interprétation proposée est, en effet, fortement suggérée par les observations qui viennent d'être décrites concernant les animaux expérimentaux traités par la thyroxine. Les faibles doses d'hormone paraissent rénover, consolider les structures du pronéphros et, en quelque sorte, permettre la stabilisation de cet organe larvaire, alors que les doses élevées provoquent son histolyse rapide. C'est donc la quantité d'hormone mise en jeu qui est ici le facteur décisif.

M. Bounhiol. — D'après ce que vous venez d'exposer, les formations pronéphrétiques ne prennent aucune part à l'édification de l'ostium. A la suite de vos délicates expériences d'ablation du pronéphros, avez-vous remarqué des anomalies dans l'édification de l'ostium ?

M. Cambar. — Bien que ces expériences aient été effectuées dans un autre but, j'ai pu examiner plusieurs larves âgées, précocement privées d'un pronéphros. Je n'ai constaté aucune déficience dans la constitution de l'ostium, quel que soit le stade larvaire étudié. M[lle] Dechambe a repris systématiquement ces expériences dans mon laboratoire, également chez *Rana dalmatina*. Elle a abouti aux mêmes conclusions négatives : l'ablation précoce du pronéphros n'exerce aucune influence sur le développement de l'ostium correspondant.

M. Delsol. — Il est particulièrement intéressant que vous ayez abordé, avec vos élèves, le problème de la métamorphose du système excréteur. Puis-je vous demander si vous avez observé, chez *Rana agilis* (ou d'autres espèces) cette métamorphose cytologique du mésonéphros que Feyel a décrite chez *Alytes obstetricans* et dont vous avez parlé au début de votre exposé ? A ma connaissance, aucun auteur, à part Feyel, n'a décrit ce phénomène.

M. Cambar. — Il est bien exact que ce problème n'a suscité jusqu'à présent aucune recherche, en dépit de son intérêt (celles de Feyel exceptées). J'ai déjà observé chez *Rana agilis* et *Xenopus* des phénomènes importants de métamorphose au niveau du mésonéphros et qui affectent de larges régions de cet organe. Cette étude longue et délicate est actuellement en cours dans mon laboratoire.

M. Delsol. — Vous avez déjà répondu à M. Bounhiol que

l'ablation du pronéphros n'entraîne aucune malformation appréciable de l'ostium. Le canal de Müller apparaît-il lui aussi normalement ?

M. Cambar. — Je n'ai pas étudié systématiquement les larves privées d'un pronéphros après la métamorphose. Les quelques observations que j'ai effectuées semblent bien montrer que le développement de l'ostium et du canal de Müller correspondant, situés du côté opéré, ne subit aucune altération.

M. Delsol. — Je m'excuse de prolonger la discussion, mais je me demande, à la suite de votre exposé, si je n'ai pas donné, il y a quelques années, une interprétation erronée des faits que j'avais observés au niveau du pronéphros, chez les larves traitées par le Thiouracile.

J'avais remarqué que chez le Discoglosse traité par le Thiouracile, le pronéphros dégénère bien avant le stade auquel il disparaît normalement. Pour expliquer ce phénomène, j'avais suggéré que l'involution de l'organe était indépendante de la métamorphose.

Or, dans cet exposé, vous avez fait remarquer que le pronéphros est très sensible à la thyroxine. Je me demande alors si la dégénérescence que j'ai observée avec le Thiouracile n'est pas due simplement au fait que le traitement ne bloque pas complètement la glande thyroïde. Chez les animaux traités, on observe, en effet, par exemple, une croissance très lente des pattes postérieures. Dans ces conditions, l'extrême sensibilité du pronéphros suffit peut-être à provoquer à la longue la dégénérescence de l'organe.

M. J. Faure. — Dans le remarquable rapport de M. Cambar, plusieurs faits m'ont frappé :

1° L'inefficacité plus ou moins relative des fortes doses de thyroxine sur l'involution du système pronéphrétique m'a rappelé les effets non spécifiques identiques d'hormones différentes (sans qu'il s'agisse de stress, semble-t-il) que j'ai observés sur l'activité nerveuse et génitale des Mammifères, traités par des doses fortes d'hormones. Il y aurait là un fait général de l'Homme aux Amphibiens.

2° Le rapporteur a bien mis en évidence le rôle morphogénodynamique d'une hormone et les facteurs, probablement complexes et multiples, responsables de ce rôle. En étudiant nous-même le rôle de facteurs intermédiaires (acétyl-choline, histamine, adrénaline) pouvant favoriser, ou inhiber, ou encore déplacer les effets d'une hormone, nous avons constaté

leur influence sur le métabolisme intermédiaire, sur les enzymes, sur le point d'impact de chaque hormone au niveau des tissus, et sur les centres rhinodiencéphaliques régulateurs des métabolismes. Certaines hormones ont pu même agir sur des systèmes qui n'auraient pas dû être visés par elles. En particulier quand, dans nos recherches, le diencéphale était en légère hyperactivité.

3° Enfin, récemment, en combinant l'exploration neurophysiologique et l'emploi de I^{131} (Blanquet, Meyniel et Faure), il a été mis en évidence, chez l'animal, le degré variable de l'élaboration de la thyroxine et de ses précurseurs par la thyroïde, suivant l'état d'excitabilité de l'hypothalamus antérieur. Aussi, serais-je enclin à suggérer que les centres hypothalamiques jouent également un rôle dans les phénomènes que M. Cambar vient de nous rapporter.

SEXUALITÉ ET MÉTAMORPHOSES

Par Michel Delsol

Depuis longtemps déjà, les auteurs qui ont étudié le déroulement et le déterminisme de la métamorphose des Batraciens ont remarqué que l'évolution des glandes génitales, et en particulier l'évolution de la lignée séminale, ne suivait pas l'évolution du soma. Du reste, la seule constatation de la néoténie des Axolotls mettait ce phénomène en évidence. D'autres observations, également réalisées chez l'Axolotl et elles aussi depuis longtemps, laissaient même supposer qu'il y avait une certaine opposition entre le déroulement normal de la métamorphose et l'évolution embryologique des glandes sexuelles. La découverte des hormones sexuelles et des antithyroïdiens, l'approfondissement de nos connaissances sur l'évolution du système uro-génital ont permis à plusieurs auteurs, depuis une dizaine d'années, de reprendre l'analyse de ces faits. Les documents accumulés aujourd'hui permettent d'essayer d'en réaliser une synthèse.

Nous allons traiter ces problèmes sous les trois aspects suivants qui constituent les trois parties de notre exposé :

I. — L'évolution de la gonade, son indépendance vis-à-vis de la métamorphose.

II. — L'évolution du tractus génital au cours de la métamorphose.

III. — Phénomènes d'opposition entre la sexualité et la métamorphose.

I. — L'ÉVOLUTION DE LA GONADE ET SON INDÉPENDANCE VIS-A-VIS DE LA MÉTAMORPHOSE

Chez les espèces d'Anoures dont les embryologistes ont étudié le développement sexuel, la gonade, au moment de l'apparition des pattes antérieures présente les traits suivants : le testicule possède seulement des spermatogonies, l'ovaire en

général ne possède pas encore d'auxocytes ou très peu, ces derniers apparaissent surtout pendant la période de la régression de la queue. Cette règle générale subit une première exception chez un têtard à longue vie larvaire, *Alytes obstetricans*. Ici, on observe des spermatozoïdes et des auxocytes bien avant la métamorphose. Le prolongement artificiel de la vie larvaire provoque des résultats analogues. HOSKINS et ALLEN remarquèrent déjà que chez les animaux thyroïdectomisés, les testicules et les ovaires continuaient leur évolution. Ils signalèrent en particulier que chez les têtards géants, le testicule était très vite rempli de spermatozoïdes. Comme il n'y avait pas de canaux évacuateurs, ceux-ci s'évacuaient directement dans les tubes néphritiques. Ces auteurs ne manquèrent pas de comparer l'indépendance gonade-métamorphose et l'hypothèse de l'indépendance soma-germen.

Toutes ces observations sont précisées et confirmées grâce aux antithyroïdiens. L'utilisation de ces substances, infiniment plus souples à manier que la thyroïdectomie, va même permettre de constater le fait suivant : chez les animaux dont l'évolution est artificiellement bloquée, les gonades évoluent plus vite que chez des sujets témoins métamorphosés d'âge et de taille comparables. Ce fait n'est pas facile à mettre en évidence car il faut comparer des têtards et des jeunes Grenouilles de même âge. Cependant, il ressort des observations de plusieurs auteurs, dans plusieurs espèces : *Rana pipiens, Rana clamitans, Rana catesbiana* (H. STEINMEITZ, 1950 et 1952), *Discoglossus pictus* (DELSOL, 1952), *Rana temporaria* et *Hynobius lichenatus* (K. I. HANAOKA, 1954).

Voici les principaux faits qui se dégagent des observations de ces auteurs et les explications que l'on peut donner de ces faits.

1° *La taille du testicule* chez des têtards géants traités par un antithyroïdien peut atteindre une dimension considérable, jusqu'au cinquième de la longueur totale du corps chez un Discoglosse. De même, la spermatogénèse se produit beaucoup plus vite chez les animaux traités que chez les témoins. HANAOKA l'a observée au cinquième mois chez *Rana temporaria,* alors que dans cette espèce elle ne se produit, c'est bien connu, qu'à l'âge de trois ans révolus. L'évolution rapide du testicule n'est donc pas due simplement au gigantisme des têtards. C'est une « hyperévolution » absolue et non pas rela-

tive. La croissance testiculaire observée porte essentiellement sur la spermatogénèse. Le tissu interstitiel est à peu près absent, de plus les limites des canalicules testiculaires ont souvent disparu. Dans des expériences récentes non encore publiées, nous avons étudié l'action de certains extraits commerciaux d'hormone gonadotrope sur l'évolution de la gonade chez le têtard d'*Alytes obstetricans*. Le testicule répond d'une façon très rapide à ces injections. Une seule suffit parfois pour provoquer un accroissement testiculaire important et des images de spermogénèse. Tous ces faits montrent donc que la lignée séminale du mâle peut évoluer idépendamment de la métamorphose, et même plus vite lorsque celle-ci est arrêtée.

2° *Le phénomène observé est bien dû au blocage de la thyroïde* et non pas au thiouracile ou à la thiourée. En effet, comme l'a mis en évidence Steinmetz, ces produits, à faible dose, sont inactifs; de plus, la thyroxine provoque bien un effet inverse de leur action.

3° *Ces phénomènes de croissance accélérée sont surtout caractéristiques pour le testicule*. Au niveau des ovaires, les faits sont beaucoup moins clairs. Chez les Discoglosses jusqu'à cinq mois, la taille des auxocytes et la dimension totale de l'ovaire chez des animaux maintenus à l'état têtard sont sans conteste plus grands que chez les animaux témoins, mais les différences sont loin d'être aussi marquées que pour le testicule. De plus, ici, il faut signaler un point capital, *aucun auteur, à notre connaissance, n'a observé l'apparition de la vitellogénèse dans des ovaires de têtards géants d'Anoures, quel qu'ait été le prolongement de la vie larvaire*. Dans les expériences d'injections d'hormone gonadotrope que nous avons citées plus haut, nous ne l'avons pas observée non plus, bien que nos injections aient été pratiquées chez un animal à longue vie larvaire, le têtard d'*Alytes*, pendant plusieurs mois. Il est à noter d'ailleurs que Ch. Houillon a établi en 1956 que chez les Pleurodèles, le testicule est plus sensible que l'ovaire à l'action hypophysaire. Ce fait a été signalé souvent chez les Batraciens. Il est possible que chez les Anoures, l'évolution de l'ovule ne soit indépendante de la métamorphose que jusqu'à la vitellogénèse exclusivement. Chez les Urodèles néoténiques évidemment, nous sommes bien obligés de supposer que dans la nature la vitellogénèse se réalise avant la métamorphose. Il serait certainement inté-

ressant de savoir si ce phénomène est général à tous les Urodèles, mais, à notre connaissance, ce domaine n'a pas été exploré.

4° L'hypercroissance du testicule, l'évolution rapide de la lignée séminale, la croissance marquée des ovules chez les larves sans thyroïdes ou bien traités par les antithyroïdiens ont été attribuées par tous les auteurs à l'hypophyse. Chez les têtards non métamorphosés, en effet, cet organe subit une croissance très importante. On a pu établir qu'il existait une corrélation positive entre la dimension de cette hypophyse hypertrophiée et la dimension des gonades également hypertrophiées. On peut suggérer que devant le blocage de la thyroïde l'hypophyse ne sécrète pas seulement un supplément d'hormone thyréotrope, mais aussi un supplément d'hormone gonadotrope. L'histologie hypophysaire n'apporte malheureusement sur cette hypothèse aucun fait caractéristique.

II. — L'ÉVOLUTION DES CANAUX ÉVACUATEURS DE LA GONADE AU COURS DE LA MÉTAMORPHOSE

Ici encore, il faut distinguer les faits observés chez les Anoures et chez les Urodèles. Les auteurs qui ont étudié l'évolution des gonades n'ont jamais observé chez des Anoures maintenus à l'état têtard la moindre trace de tractus génital. Il est bien connu que chez les Batraciens, des injections de folliculine font apparaître très vite les canaux de Müller. On a pratiqué de telles injections chez des têtards d'Anoures maintenus artificiellement à l'état larvaire ou chez des animaux à très longue vie larvaire *(Alytes obstetricans)*. Les résultats ont été absolument négatifs et on a pu établir que les canaux de Müller ne pouvaient se développer qu'après l'apparition des membres antérieurs. Dans ces cas là d'ailleurs leur développement peut être rapide et se réalise en quelques jours. Chez les Urodèles, au contraire, des injections de benzogynestryl provoquent le développement des canaux de Müller même chez les larves. Cette différence majeure entre les larves de ces deux groupes zoologiques est peut-être l'une des raisons pour lesquelles les Batraciens totalement néoténiques que l'on observe dans la nature appartiennent toujours au groupe des Urodèles (M. Delsol, 1953).

III. — LES OPPOSITIONS ENTRE SEXUALITÉ ET MÉTAMORPHOSE

Il est connu depuis longtemps que chez les Axolotls, la métamorphose naturelle que l'on observe de temps en temps au laboratoire ne se réalise que chez les animaux immatures. Elle ne s'observe jamais après la première ponte. Comme l'a écrit J.-J. Bounhiol (1942), « la reproduction peut intervenir après la métamorphose, mais la métamorphose ne se produit pas après la reproduction ». Il semble donc en quelque sorte que la ponte fixe l'animal à l'état néoténique et que la sexualité s'oppose à la métamorphose. L'expérience confirme cette conception. J. S. Huxley et L. T. Hogben (1922) ont établi que la métamorphose expérimentale par injection de thyroxine se réalise, pour des conditions analogues, deux fois moins vite chez des Axolotls âgés que chez des Axolotls immatures. Il était évidemment intéressant de pousser l'analyse de ces faits avec des hormones sexuelles. Roth, seul ou en collaboration avec Sluczewsky, a longuement étudié, en prenant comme test la métamorphose des Batraciens, la synergie de différentes hormones. Bien que ces auteurs n'aient pas pour but direct l'analyse de la néotonie et de la métamorphose, de nombreux aspects de leurs travaux éclairent ces phénomènes. En voici les principaux résultats :

1° *Observations réalisées avec la métamorphose expérimentale.*

Chez les Axolotls immatures ayant reçu un gamma de thyroxine par gramme, le temps de latence qui s'écoule entre l'injection de thyroxine et le premier signe de métamorphose est de l'ordre de huit à douze jours. Avec des injections d'hormones sexuelles, on peut arrêter ou au moins ralentir cette métamorphose expérimentale. Le propionate de testostérone arrête la métamorphose expérimentale des Axolotls immatures, quel que soit le sexe du sujet. Chez les Axolotls sexuellement mûrs, il n'arrête que la métamorphose des mâles (P. Roth, 1946). Les substances œstrogènes ainsi que la désoxycorticostérone délivrées à des Axolotls immatures et à des têtards d'Anoures s'opposent à la métamorphose expérimentale. Cet effet, cependant, ne s'observe que si ces substances sont administrées avant le traitement thyroïdien. En prenant comme critères les quatre phases de la métamorphose décrites par Zavadowski et Zavadowska, Roth a

classé les résultats observés chez l'Axolotl, dans l'ordre suivant :

1° Acide bisdehydro-doïsynolique à 1 gamma ..	Blocage rapide.
2° Œstrone à 10 gammas ..	Arrêt avant ou à la 1re phase.
3° Désoxycorticostérone à 5 gammas	Arrêt à la 1re phase.
4° Prégnalinolone à 10 gammas	Arrêt à la 1re phase.
5° Folliculine à 2 mg	Arrêt à la 2e phase.
6° Testostérone à 35 mg ...	Arrêt à la 3e phase.
7° Progestérone à 15 mg....	Arrêt à la 3e phase.

Cet ordre correspond donc à une activité anti-métamorphique décroissante. Il est curieux de noter que la folliculine et la testostérone sont les moins actives.

2° *Observations réalisées dans la métamorphose naturelle*

Les résultats observés ici ne sont pas aussi caractéristiques. Ceux-ci, d'autre part, sont différents chez l'Axolotl et chez *Rana temporaria.* Chez l'Axolotl, la désoxycorticostérone, la progestérone, le stilbène, l'acide doïsynolique présentent, contrairement à ce que l'on pourrait attendre, une action légèrement métamorphogène. L'œstradiol et l'œstrone n'ont pas ce pouvoir. Chez *Rana temporaria,* le propionate de testostérone, la progestérone et les œstrogènes (œstrone, diéthystibœstrol) ralentissent nettement la métamorphose, la désoxycorticostérone, le benzoate d'œstradiol sont sans action appréciable (hormis les actions toxiques). La prégnéninolone, dans les expériences de SLUCZEWSKY et ROTH (1949) accélère la métamorphose; dans celles de GALLIEN (1949) chez le Discoglosse, au contraire, elle la ralentit de façon caractéristique.

3° Des expériences analogues aux précédentes ont été réalisées chez des Axolotls hypophysectomisés ou traités par des extraits d'hypophyse antérieure. Sur le plan de la métamorphose qui peut nous intéresser ici, deux résultats sont à considérer :

a) Les hormones sexuelles capables d'enrayer des injections de thyroxine se révèlent, après hypophysectomie, toujours actives, qu'elles soient injectées avant ou après la thyroxine.

b) Chez les Axolotls hypophysectomisés, le laps de temps qui s'écoule entre l'injection de thyroxine et les premiers

signes de métamorphose est beaucoup plus long que chez les Axolotls normaux; il est de l'ordre de vingt et un jours (contre huit à douze jours chez les Axolotls normaux). Faut-il admettre que l'hypophyse sensibilise les animaux à la métamorphose ou favorise l'action de la thyroxine ?

Si nous essayons maintenant d'interpréter ces phénomènes d'opposition entre la sexualité et la métamorphose, nous pourrons retenir plusieurs hypothèses sur lesquelles il manque encore tout essai d'analyse expérimentale.

On pensera évidemment en premier à une action directe des hormones sexuelles sur la thyroïde ou sur l'hormone thyréotrope. Chez les Mammifères, de nombreux auteurs ont admis que les œstrogènes inhibaient la sécrétion thyroïdienne directement et peut-être aussi en inhibant l'hormone thyréotrope, mais cette conception n'a pas rallié tout le monde. De plus, ces phénomènes ne pourraient expliquer l'inhibition de la métamorphose expérimentale par la folliculine; celle-ci, en effet, réclame comme explication la neutralisation directe de l'hormone thyroïdienne circulant par les œstrogènes et il ne semble pas que cela puisse être accepté. Enfin, chez les Batraciens, les relations gonades-thyroïde ne paraissent pas semblables à celles décrites chez les Mammifères. Ainsi, A. Pisano (1948) et H. G. Klose (1942) ont montré que, chez *Rana esculenta* adultes et chez des Urodèles, la castration entraînait au contraire la mise au repos de la glande thyroïde.

On est donc amené à une deuxième hypothèse qui, malheureusement, dans l'état actuel de nos connaissances, est assez verbale : on peut suggérer que les hormones sexuelles insensibilisent les tissus à l'action morphogène de la thyroxine. Il est à souhaiter que des expériences nouvelles éclairent ces phénomènes.

CONCLUSIONS

De ces relations sexualité-métamorphose, nous devons, semble-t-il, tirer les conclusions suivantes :

a) Il faut noter d'abord l'extrême potentialité des dysharmonies de croissance entre l'évolution des glandes génitales et l'évolution embryologique de l'organisme. Cette potentialité de dysharmonie du reste ne doit pas nous étonner, elle n'est pas particulière aux Batraciens et paraît appartenir simplement à une loi générale à tous les Vertébrés : on sait que, même chez les très jeunes Mammifères, des injections

d'hormone sexuelle ou hypophysaire peuvent provoquer la maturation rapide du tractus uro-génital.

b) Chez les Batraciens cependant, ces dysharmonies offrent un caractère particulier, elles se réalisent sans injection d'hormone sexuelle, elles paraissent être seulement la suite indirecte du blocage de la thyroïde ou d'une augmentation du besoin de thyroxine au cours de la métamorphose. Dans ce groupe, un tel blocage peut avoir pour conséquence des changements morphogénétiques suffisamment importants pour que l'on ait rassemblé autrefois d'une façon superficielle tous les Batraciens néoténiques dans la famille des Pérennibranches. Nous avons donc ici un remarquable exemple pour suggérer des modifications morphologiques qui peuvent apparaître au cours de l'évolution à la suite d'une modification endocrinienne.

(Laboratoire de Zoologie et Biologie, Facultés Catholiques, Lyon.)

BIBLIOGRAPHIE

Bounhiol (J.-J.), 1942. — Le déterminisme des métamorphoses chez les Amphibiens. Hermann et Cie, édit., Paris, n° 924, 98 p.

Delsol (M.), 1952. — Action du thiouracile sur les larves de Batraciens. Néoténie expérimentale. Rôle de l'hypophyse dans ce phénomène. *Arch. Biol.*, LXIII, 279-392.

Delsol (M.), 1953. — Action du benzoate de dihydrofolliculine sur les canaux de Müller de quelques Batraciens Anoures et Urodèles à l'état têtard : phénomènes de néoténie partielle. *C. R. Soc. Biol.*, **147**, 1.895-1.898.

Delsol (M.), 1954. — Un mécanisme évolutif riche en suggestion : la néoténie chez les Batraciens. *Rev. Géné. Sci.*, LXI, 221-230.

Gallien, 1949. — Action inhibitrice de la prégnéninolone sur la thyroïde de *Discoglossus pictus* Otth. *C. R. Soc. Biol.*, **143**, 341-343.

Hanaoka (K. I.), 1954. — Precocious cell germ differenciation in Amphibia produced by the treatment with thiourea. *Cytologia*, **19**, 182-190.

Houillon (Ch.), 1956. — Recherches expérimentales sur la dissociation médullo-corticale dans l'organogénèse des gonades chez le Triton, *Pleurodeles Watlii* Michah. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, XC, 360-464.

Huxley (J. S.) & Hogben (L. T.), 1922. — Experiments of Amphibians metamorphosis and pigment responses in relation to internal secretion. *Proc. Roy. Soc. London* (série B), **95**, 36-54.

Klose (H. G.), 1942. — Ueber den Einflus der Kastration auf Schildrüse Hypophyse und der Interrenal System der Urodelen. *Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, **155**, 46-108.

Pisano (A.), 1948. — Quadri istologici dell'ipofisi i e della tiroide di *Rana esculenta* normale e castrata in inverno e in primavera e loro possibili rapporti. *Stud. Fac. Med. Senese*, XVI, 160-176.

Roth (P.), 1946. — Sur l'action des hormones sexuelles dans la métamorphose expérimentale de l'Axolotl *(Amblystoma tigrinum)* provoquée par la thyroxine (1re note). *Bull. Mus.*, 2e série, **18**, 300-304.

Roth (P.), 1948. — Sur l'action antagoniste des substances œstrogènes dans la métamorphose expérimentale des Amphibiens (3e note). *Bull. Mus.*, 2e série, **20,** 408-415.
Sluczewsky (A.) & Roth (P.), 1948. — Influence des substances androgènes et œstrogènes sur la métamorphose expérimentale des Amphibiens. *Gynéc. et Obst.*, **47,** 164-167.
Sluczewsky (A.) & Roth (P.), 1949. — Action isolée de différentes hormones sur la métamorphose expérimentale des Amphibiens. *Gynécol. et Obst*, **49,** 204-219.
Sluczewsky (A.) & Roth (P.), 1950. — Influence des substances androgènes et œstrogènes sur la métamorphose expérimentale des Axolotls hypophysectomisés. *Gynécol. et Obst.*, **49,** 504-525.
Sluczewsky (A.) & Roth (P.), 1951. — Action de l'extrait d'hypophyse totale combiné avec d'autres hormones sur le développement de l'Axolotl. *Ann. Endocrinol.*, **12,** 62-67.
Steinmetz (Ch. H.), 1950. — Some effects of 2-thiouracil on *Rana clamitans larvae. Proc. Ind. Ac. Sci*, **60,** 324-328.
Steinmetz (Ch. H.), 1951. — Further Evidence for Thyroid function in Anuran larvae. *Proc. Ind. Ac. Sci.*, **61,** 292-295.

Discussion

M. Cambar. — Au cours de votre exposé, vous avez dit que des injections d'œstradiol à des têtards d'*Alytes* restaient sans effet avant l'apparition des membres antérieurs. Au contraire, après ce stade, l'action est rapide. A-t-on effectué des expériences avec de la testostérone sur cette même espèce, chez des têtards dont la vie larvaire était naturellement ou expérimentalement prolongée ? Quelle serait alors l'action androgène sur le système Wolffien ?

M. Delsol. — Je n'ai pas encore effectué d'expériences avec la testostérone, ou, du moins, celles que j'ai effectuées jusqu'ici ont été faites avec de trop fortes doses et les animaux sont morts trop tôt.

Cependant, avec des injections d'hormone gonadotrope seule, sans doute à cause de l'action de cette hormone sur le tissu interstitiel, les résultats observés sur les canaux de Müller sont analogues à ceux obtenus avec l'œstradiol : développement très rapide mais seulement après la métamorphose. Or ici, chez le mâle, je n'ai également pas observé le développement du spermiducte chez les têtards traités pendant plusieurs semaines, avec de l'hormone gonadotrope. Bien que ces expériences soient encore incomplètes, il semble donc que le comportement du tractus génital du mâle soit analogue à celui de la femelle.

M. Cambar. — Les faits rapportés par M. Delsol me suggèrent une remarque. Un tel asynchronisme entre la maturité sexuelle et le développement somatique apparaît chez de nom-

breux parasites. Le début de la phase larvaire parasitaire à un stade plus ou moins tardif peut déterminer ce phénomène (par exemple chez *Polystomum*). Enfin, certains Plathelminthes possédant encore une structure larvaire mais néanmoins sexuellement mûrs, sont considérés comme néoténiques (ou paedogénétiques). Des faits comparables apparaissent donc, dans ce cas, par une mécanisme très différent.

M. J. Faure. — J'ai remarqué en écoutant le très intéressant rapport de M. Delsol, que les antithyroïdiens s'avèrent plus actifs que les hormones sexuelles dans le blocage de la croissance et dans l'hypercroissance des glandes génitales. Or, l'étude des Mammifères confirme l'opinion de M. Delsol qui pense que les antithyroïdiens agissent en stimulant l'antéhypophyse.

Selon notre propre étude, cette stimulation est un phénomène global qui entraînerait la libération des gonadotrophines. Appuie également cette conception le fait que la lutéotrophine, ainsi que nous l'exposerons à une prochaine séance, peut exercer dans certaines conditions un effet exophtalmian, effet analogue à celui des antithyroïdiens. D'autre part, nous avons constaté une différence dans les actions générales et nerveuses des gonadotrophines et des hormones sexuelles. Les premières exercent des effets complexes nuancés et larges, quant à la polarité gonadique; les secondes, une action limitée et parfois contradictoire (suivant dose et durée d'application) action dépendant de l'hypophyse anté et postéro-hypophyse, de la cortico-surrénale et surtout des réactions hypothalamique et rhinencéphalique (noyau de l'Hippocampe et noyau agmydalien). Tenant compte du rôle établi depuis peu (Tauros, Tobias, Blanquet, Meyniel, Faure) des antithyroïdiens dans la mise en jeu hypothalamique, nous pensons que l'hypercroissance génitale constatée chez les Amphibiens (animaux dont l'hypothalamus et le rhinencéphale sont particulièrement développés) est due à une action du couple hypothalamo antéhypophysaire.

RECHERCHES SUR LES CAUSES DE LA NÉOTÉNIE CHEZ L'AXOLOTL. OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES.

Par Michel Delsol (1)

Les auteurs qui ont étudié la néoténie facultative de la larve d'*Amblystoma mexicanum* (Axolotl) ont évoqué, en général, pour expliquer cette néoténie trois hypothèses : insuffisance hypophysaire, insuffisance thyroïdienne, réactions affaiblies des tissus de l'Axolotl à la thyroxine. Les observations réalisées dans ce domaine laissent penser en général que la troisième hypothèse est la plus valable. Cependant, ces observations sont toutes assez anciennes et remontent à une époque où l'on connaissait mal les tests de dosage de l'hormone thyréotrope et les tests de fonctionnement de la thyroïde. C'est pour ces raisons qu'il nous a paru utile de reprendre l'analyse de ces faits. Nous publions seulement ici des observations préliminaires qui portent sur le fonctionnement thyroïdien et le contenu hypophysaire en hormone thyréotrope chez des Axolotl immatures de cinq à sept mois.

1° Dans une première série d'expériences, nous avons cherché à étudier la capacité de réponse de la thyroïde de l'Axolotl à l'hormone thyréotrope. Il est connu que chez cet animal la glande présente presque toujours des images typiques de repos fonctionnel. On injecte à un lot d'Axolotl une dose donnée de T. S. H. (produit Choay) et l'on suit de vingt-quatre heures en vingt-quatre heures les modifications histologiques de la thyroïde. Les résultats sont les suivants : à 15 degrés, le maximum de hauteur de l'épithélium s'observe trois jours après l'injection. Pour un Axolotl de 15 grammes, il faut 5 unités Rowland Parkes pour obtenir une réaction caractéristique. Ces résultats sont comparables en tous points à ceux que nous avons observés antérieurement chez *Rana Esculenta* adulte. On peut en conclure que la thyroïde de l'Axolotl peut réagir à l'action de l'hypophyse comme celle des autres Batraciens. Ceci confirme ce que les auteurs avaient

---

(1) Avec la collaboration technique de Mlle J. Flatin.

observé précédemment avec des greffes hypophysaires ou des broyats dont la teneur ne pouvait être estimée avec précision.

2° Dans une deuxième série d'expériences, nous avons cherché à évaluer le contenu hypophysaire de l'Axolotl en hormone thyréotrope. On a d'abord établi la présence de cette hormone dans l'hypophyse de cet animal en injectant un broyat de 20 hypophyses d'Axolotl sur un poussin d'un jour de race Sussex. On a pu observer avec cette injection chez le poussin, une augmentation caractéristique de la hauteur moyenne de son épithélium. Celle-ci, d'une constance remarquable, ne dépasse jamais chez le témoin 3 microns. L'injection de 20 hypophyses d'Axolotl l'amène à plus de 4,5 microns, ce qui est significatif.

3° Cependant, si l'on aborde l'étude de ce contenu hypophysaire par une méthode indirecte, c'est-à-dire par l'action des antithyroïdiens sur la thyroïde, on observe les résultats suivants :

L'action de la thiourée et du thiouracile par immersion même prolongée pendant plus de deux mois n'amène chez l'Axolotl que très peu de changement histologique (tout au plus une légère augmentation de la hauteur de l'épithélium). Ces faits ressemblent ici encore exactement à ce que nous avons observé chez *Rana temporaria* adulte. Par contre, ils divergent complètement de toutes les observations réalisées chez des têtards. Ici, en effet, les auteurs ont toujours noté dans la thyroïde après action de substances antithyroïdiennes, une réaction hypersécrétoire, très rapide, importante et durable. Si l'on admet, comme le suggèrent presque tous les travaux, que cette réaction est due à une hypersécrétion compensatrice d'hormone thyréotrope, on pensera que cette hypersécrétion compensatrice qui caractérise si bien les Vertébrés supérieurs et les têtards de Batraciens ne se réalise ni chez les Anoures adultes, ni chez l'Axolotl.

Il est possible que ce phénomène soit dû justement au fait que les tissus de l'Axolotl réagissent mal à la thyroxine, et ne possèdent donc que des besoins très faibles pour cette hormone. Nous serions ainsi ramenés, pour expliquer la néoténie, à un mécanisme tissulaire, hypothèse qui, nous l'avons dit tout à l'heure, apparaît jusqu'à maintenant comme la plus plausible.

(Laboratoire de Zoologie, Facultés Catholiques, Lyon.)

DOSAGE DE L'HORMONE ANTIDIURÉTIQUE HYPOPHYSAIRE ET CAPACITÉ RÉACTIONNELLE A CETTE HORMONE CHEZ LES « ALYTES OBSTETRICANS » AU COURS DE LA MÉTAMORPHOSE

Par Michel DELSOL et Mlle Françoise MASNOU

Il est bien connu que le rôle du lobe postérieur de l'hypophyse, où s'accumulent les hormones du diencéphale, est en grande partie lié au métabolisme de l'eau. Chez les Vertébrés supérieurs, l'injection d'extrait post-hypophysaire ralentit la diurèse et accroît l'affinité pour l'eau des tissus de l'organisme. Chez les Batraciens adultes, ce principe antidiurétique de l'hypophyse a été beaucoup plus étudié, mais, par contre, nous ne sommes que peu renseignés sur le rôle de cette hormone chez le têtard, particulièrement au cours de la métamorphose. Dans une série d'expériences, nous avons abordé l'étude de ce problème. Voici les résultats succincts de notre expérimentation :

1° Action de l'hormone antidiurétique chez les *Alytes obstetricans* LAUR. pendant la vie larvaire et au cours de la métamorphose.

Pour tester l'activité de cette hormone, un extrait purifié (1) est injecté aux animaux d'expérience et on effectue les pesées de ces animaux de demi-heure en demi-heure, pendant deux à quatre heures. Si l'hormone est active, on doit observer une augmentation du poids de l'animal due à un accroissement de la teneur en eau du corps.

Nous avons réalisé ce test chez plus de 150 têtards répartis entre le stade caractérisé par un bourgeon de pattes postérieures (ici défini stade 6) et la fin de la métamorphose, c'est-à-dire le stade jeune grenouille.

Les résultats de nos expériences sont caractéristiques :

L'hormone antidiurétique est totalement inactive chez le jeune têtard. Son activité apparaît progressivement à partir du moment où les pattes postérieures effectuent leur crois-

---

(1) Nous tenons à remercier ici les Laboratoires BYLA qui nous ont gracieusement fourni les extraits purifiés d'hormone antidiurétique qui ont servi à ces expériences.

sance; elle est très marquée au moment de l'apparition des pattes antérieures, elle atteint le maximum à la fin de la métamorphose (stade jeune grenouille). Ces faits correspondent à ceux que Howes [2] a observés chez *Bufo bufo.*

2° Dans une deuxième série expérimentale, nous avons provoqué la métamorphose par la thyroxine et cherché à savoir si, dans ces conditions, l'hormone antidiurétique provoquait des effets analogues à ceux qui avaient été observés chez les animaux témoins.

Les résultats établissent que dans la métamorphose expérimentale les animaux réagissent à l'hormone antidiurétique en suivant la même progression que dans la métamorphose naturelle.

3° Dans une dernière série expérimentale, nous avons cherché à évaluer la quantité d'hormone antidiurétique que contient le lobe postérieur de l'hypophyse des têtards pendant leur croissance et au cours de la métamorphose.

Des expériences préliminaires réalisées avec des broyats d'hypophyses de grenouilles, nous avaient montré que de simples broyats de deux hypophyses de Grenouilles adultes provoquaient chez les jeunes Grenouilles, aussitôt après la métamorphose, des réactions analogues à celles obtenues avec des extraits purifiés. Des injections de broyats d'hypophyse de têtards venant de 4, 6, 8 ou 10 animaux, tous à un stade caractérisé par la présence de pattes postérieures, en bourgeons ou à peine plus évoluées, s'avérèrent également actives sur les jeunes Grenouilles, alors qu'elles étaient inactives sur des têtards de même stade. De cette dernière série expérimentale, on peut donc conclure que, avant la métamorphose, l'hormone antidiurétique existe dans l'hypophyse des têtards, mais l'organisme de cet animal ne réagit pas à cette hormone. Ces faits correspondent exactement à ce qui a été observé chez les Poissons [3]. Dans l'hypophyse de ces animaux, il existe également un principe antidiurétique que l'on peut mettre en évidence par des injections de broyats chez les Mammifères. Par contre, l'hormone antidiurétique, si elle leur est injectée, est inactive. L'apparition de cette sensibilisation paraît donc être en relation avec l'apparition de la vie terrestre.

(Laboratoire de Zoologie, Facultés Catholiques, Lyon.)

---

(2) Howes (B. N.). — The response of the water-regulating mechanism of development stages of the common toad *Bufo bufo* L. to treatment with extracts of the posterior lobe of the pituitary body. *J. Exp. Biol.*, 1940, **17**, 128-138.

(3) Bibliographie *in* Fontaine et Bourlière. — Physiologie comparée du métabolisme de l'eau chez les Vertébrés. *In* « L'eau en biologie et en thérapeutique ». *L'Expansion scientifique française*, édit., Paris, 1951, pp. 205-233.

ÉTUDE PAR ÉLECTROPHORÈSE DU SANG DES CHENILLES DE « *Macrothylacea rubi* L. » EN REPOS HIVERNAL

Par Andrée Drilhon
Docteur ès Sciences

Le cycle biologique des Lépidoptères est essentiellement variable dans le temps. De l'éclosion de la larve jusqu'à la naissance de l'adulte, tous les arrêts sont possibles avant que ce cycle soit révolu. Il faut trente-cinq jours à un *Bombyx mori,* trois ans à un *Cossus ligniperda* et dix-sept ans quelquefois à une *Cicada septemdecem* pour accomplir leur vie larvaire. Ces arrêts de développement, caractérisés par une suppression d'activité et un ralentissement des processus métaboliques, méritent d'attirer l'attention et laissent entrevoir la nécessité de recherches nouvelles.

Nous ne rappellerons pas ici tous les travaux consacrés à ce sujet. On trouvera dans l'important travail de G. Cousin [1] une mise au point des recherches antérieures. L'auteur s'adressait à des Muscidés, mais concluait que, d'une manière générale, la diapause n'est pas un épisode nécessaire à la vie de l'Insecte, ni nécessaire, ni obligatoire.

Si ces conclusions sont encore valables pour certaines espèces chez lesquelles les facteurs externes paraissent seuls responsables, nous pensons que pour d'autres ces arrêts de développement doivent être reconsidérés à la lumière des connaissances nouvelles sur les sécrétions hormonales qui règlent le cycle de l'Insecte.

Dès 1929, Uvarov soupçonnait déjà l'intervention d'autres facteurs que la température, l'humidité, le milieu, et montrait que les tissus de certains Insectes en diapause étaient dissociés, présentaient par conséquent des débuts d'histolyse.

Le terme *diapause* définit bien par son étymologie un temps de repos. Il ne doit pas être confondu avec nymphose et métamorphose.

Nous n'apporterons ici que quelques résultats concernant

la larve de *Macrothylacea rubi,* qui entre en diapause au début de l'automne, pour n'accomplir sa nymphose qu'au printemps suivant. Nous la comparerons à la Processionnaire du Pin *Thaumetopœa (= Cnethocampa) pityocampa* Schiff.

HISTORIQUE ET TECHNIQUES

Les méthodes électrophorétiques ont été utilisées largement pour l'étude du sang des Insectes, mais les résultats demeurent hétérogènes d'abord parce que, d'une part, il existe de grandes différences entre les espèces, et même au sein d'une même espèce; d'autre part, les techniques utilisées ont été souvent différentes.

Telfer et Williams, sur *Cecropia,* Wunderly et Gloor [3], Aizawa [4], nous-même en 1953 [5] avons suivi par l'électrophorèse sur papier la métamorphose du *Bombyx mori* jusqu'au stade Papillon.

E. W. Clark et Gordon Ball [6], en 1956, étudiaient plusieurs Insectes d'ordres divers.

Dans l'ensemble, les auteurs trouvent toujours pour le stade larvaire deux fractions principales, auxquelles s'adjoignent, suivant les espèces, deux ou quatre fractions secondaires.

Enfin, J.-M. Denucé [7, 8], en 1957 puis en 1958 [9], utilisant les trois techniques actuelles (sur papier, en gélose, en gel d'amidon), donne des images concernant la nymphose de *Bombyx mori* et conclut que les fractions plus nombreuses mises en évidence sur gel d'amidon ne peuvent en aucun cas être rapportées à des fractions connues du sang des Vertébrés.

Le problème de la correspondance entre les fractions protéiques des Insectes et celles des Mammifères est encore loin d'être résolu. Il existe déjà entre des espèces voisines de Lépidoptères de profondes différences dans le nombre et la quantité des fractions. Il faudrait entreprendre une étude systématique de la question, avec les techniques les plus sensibles et les mieux adaptées à la qualité de l'hémolymphe des Insectes (cela, en tenant compte de l'état de nutrition, du stade de croissance, de l'époque du cycle biologique) pour étayer une comparaison.

Il apparaît que l'électrophorèse sur papier, qui permet une étude assez rapide d'une espèce, convient assez mal à l'étude de l'hémolymphe des Insectes. L'électrophorèse en gélose présente l'avantage de réaliser des conditions voisines de l'électro-

phorèse de frontières, par son support presque exclusivement liquide (1,5 p. 100 de gélose), qui ne comporte pas de pouvoir de rétention. En outre, pour un sérum humain, la position des différentes fractions est établie par un critère de mobilité de l'albumine et des α-globulines du côté anodique, des globulines β et γ du côté cathodique du dépôt de sérum; cette séparation pouvait laisser espérer des concordances avec le sang des Insectes.

Enfin, l'électrophorèse sur amidon possède un pouvoir de séparation infiniment plus élevé que le papier et la gélose. Quatorze fractions différentes ont pu être dénombrées dans un sérum humain normal. Rappelons ici, brièvement, les données fondamentales établies par SMITHIES :

De la cathode à l'anode, on rencontre, dans le sérum humain :

— Les γ-globulines, qui peuvent présenter plusieurs fractions, puis la ligne initiale de départ de l'échantillon;

— Viennent ensuite : les S α^2 (alpha 2 lentes),
les α β-globulines - 3 bandes,
les β-globulines,
les F α^2 - α^2 rapides,

puis la large bande des albumines et souvent une ou deux pré-albumines.

Chez les Insectes, comme chez les Mammifères, cette technique donne un beaucoup plus grand nombre de fractions, et on peut espérer, dans l'avenir, que des modifications passées inaperçues avec l'électrophorèse sur papier pourront être révélées.

Le dosage global des protéines a été effectué chaque fois que cela a été possible, la quantité d'hémolymphe déposée étant fonction de cette teneur.

Les techniques que nous avons utilisées sont : électrophorèse sur papier — technique de GRASSMANN et HANNIG [10] —, en gélose — technique de GRABAR et WILLIAMS [11] —, en gel d'amidon, celle de SMITHIES modifiée [12, 13].

Le détail des techniques a été décrit dans nos publications antérieures. Rappelons seulement ici que :

— L'électrophorèse sur papier est réalisée avec l'appareil Elphor H, tampon véronal sodé à *p*H 8.6 μ = 0,1; durée : seize heures;

— L'électrophorèse en gélose, tampon véronal à *p*H 8.2 μ =

0,025, 4 V/cm pendant quatre à cinq heures, gel de gélose à 1,5 p. 100;

— L'électrophorèse en gel d'amidon, tampon borate à pH 8.2 μ = 7 V/cm pendant six heures, gel d'amidon à 15 p. 100.

Les bandes électrophorétiques sur papier ont toujours été examinées en lumière de Wood avant la coloration à l'Amido-Schwarz, les substances fluorescentes — flavone, flavine, ptérines — pouvant donner des renseignements sur les modifications chimiques subies par l'hémolymphe.

Quelques examens de lipoprotides ont été faits après coloration au noir Soudan.

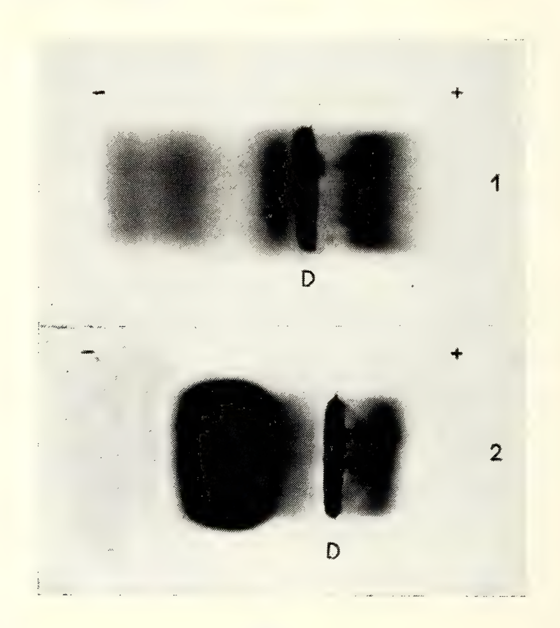


Fig. 1.

Electrophorèse en gélose.

1 : Larve de *Bombyx mori*, cinquième âge;
2 : Larve de *Macrothylacea rubi*, cinquième âge.

Avant d'aborder les résultats propres aux modifications subies par le milieu intérieur du *Macrothylacea rubi* durant son repos hivernal, nous voudrions comparer l'allure des électrophorégrammes de cette espèce avec ceux du *B. mori* pris au même stade de développement — il s'agit de chenilles du cinquième âge, se nourrissant et parvenues au maximum

de leur croissance —, ceci par les techniques indiquées ci-dessus (gélose et amidon).

Si l'on compare, au même stade, un lot de chenilles de *Bombyx mori* et un lot de *Macrothylacea rubi*, toutes deux actives, se nourrissant, on est frappé par les différences profondes qui existent entre ces deux espèces.

Ne considérant que nos résultats d'électrophorèse en gélose et en amidon, on est frappé par la pauvreté des fractions séparées chez *M. rubi*, les images étant, dans les deux supports, dominées par une énorme fraction (déjà trouvée par Denucé) et correspondant vraisemblablement à plusieurs fractions hétérogènes, inséparables jusqu'ici et qui témoigneraient de remaniements profonds dans l'équilibre protéique. On trouve donc à ce stade dans l'électrophorèse en gélose (fig. 1), une fraction assez importante migrant vers le pôle + (anode), à droite du départ, comparable aux α^1 humaines, souvent accolées aux albumines; puis vers le pôle — (cathode), à gauche du départ, l'énorme fraction hétérogène peut-être due aux β-globulines, et deux autres fractions plus distales, la dernière, à peine visible dans les conditions de l'expérience. La recherche des lipides liés à l'aide du noir Soudan nous a montré une fraction très importante de β-lipoprotéines et une fraction d'α-glycoprotéines très riche en α-glycols par la réaction de Hotchkiss.

En amidon (fig. 2), le *Macrothylacea rubi* révèle, comme le *Bombyx mori*, vers la cathode une fraction assez importante. (Rappelons que, dans le sérum humain, seules migrent vers la cathode [—] [ici à droite du point de départ] les γ-globulines, plus une fraction secondaire encore inconnue.) A gauche, on trouve une importante fraction et plusieurs bandes étroites bien délimitées auxquelles on ne peut rattacher à coup sûr jusqu'ici aucune fraction connue du sérum humain.

Cependant, en parallèle avec un sérum humain, on trouve chez les deux espèces de Lépidoptères une fraction ayant la vitesse de l'albumine, une autre bien délimitée au niveau des β-globulines, les sous-fractions, beaucoup plus nombreuses chez *B. mori* que chez *M. rubi*, ne pouvant être identifiées.

Dès 1952 [14], nous avions émis l'hypothèse que le repos hivernal de *Macrothylacea rubi* apparaissait comme une pré-

---

N. B. — Nous remercions le Docteur Fine, à qui nous devons une précieuse collaboration pour les électrophorèses en gélose et en amidon, et Mlle Ruffy qui nous a souvent procuré les chenilles de *Macrothylacea rubi*.

métamorphose. Sans avoir revêtu la forme nymphale, la chenille qui ne s'alimente plus subit une déshydratation importante et une perte de poids de 10 à 15 p. 100; le point de congélation de l'hémolymphe passe de — 0°48 à — 0°60 en février. Ces résultats, qui pourraient être la conséquence des variations du milieu extérieur, s'accompagnent aussi de l'élévation du taux des acides aminés libres avec l'apparition toujours croissante de certains d'entre eux.

C'est ainsi que, par la chromatographie de partage sur papier, il est aisé de dénombrer treize acides aminés différents au milieu de l'hiver. Or, nous avons montré chez plusieurs Lépidoptères (*Saturnia pyri, Attacus cynthia, Sphinx ligustri,*

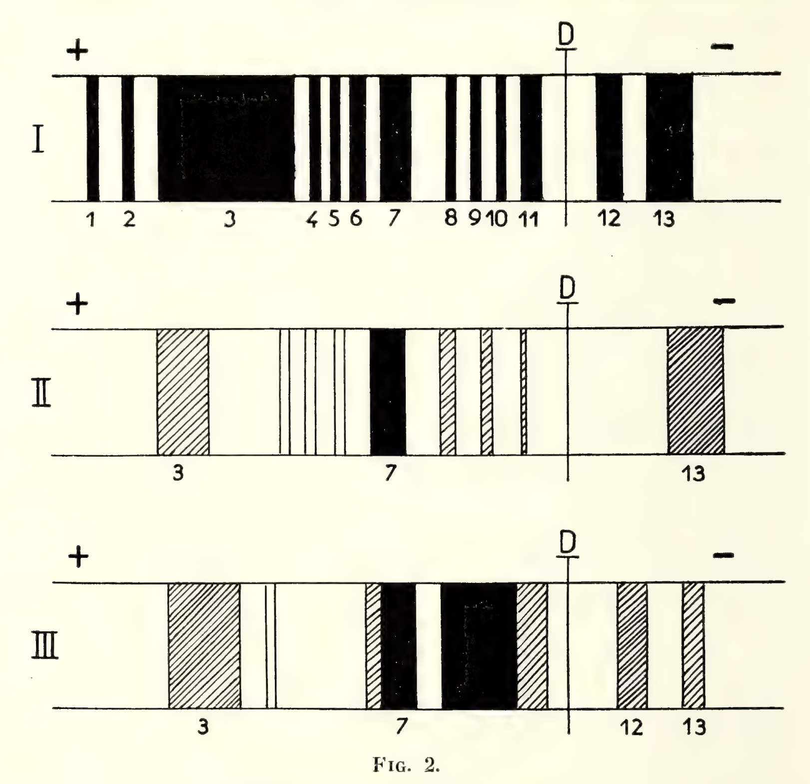


Fig. 2.

Electrophorèse en gel d'amidon.

I. — Sérum humain normal.

II. — *Bombyx mori* : larve du cinquième âge.

III. — *Macrothylacea rubi* : larve du cinquième âge.

1 et 2 : pré-albumines; 3 : albumines; 4 et 5 : post-albumines; 6 : globulines α_2 rapides; 7 : globulines β; 8, 9 et 10 : bandes « $\alpha\beta$ » (groupe II); 11 : globulines α_2 lentes; 12 et 13 : globulines γ.

Lymantria dispar, Platysamia cecropia) [14 bis] que c'était là la première manifestation chimique des remaniements que subit l'hémolymphe durant la métamorphose. Poussant plus loin l'étude des protéines, nous avons suivi pendant plusieurs saisons consécutives les électrophorégrammes, de septembre à mars. Il nous a été impossible de prélever de l'hémolymphe limpide au-delà de cette date. Nos résultats s'expriment clairement dans la planche III.

Chez la larve jeune se nourrissant, on ne trouve sur le papier que deux fractions bien individualisées, et dès que l'animal ne se meut plus, ne s'alimente plus, le nombre des fractions augmente; on peut en compter six différentes, dont une considérable qui envahit toutes les autres, au milieu de l'hiver. Cette fraction hétérogène est la manifestation certaine de protéines en remaniement.

Les substances fluorescentes, bien individualisées, varient peu au cours du repos hivernal. Du point de départ, on compte, à 1 cm, une magnifique bande vert jaune de flavine, puis une bande étroite mais intense, jaune d'or, de flavone, une bande noire de mélanine, puis deux bandes violettes d'intensité différente de *ptérines*, distale de 12 cm. Aucune ne correspond à une fraction protéique.

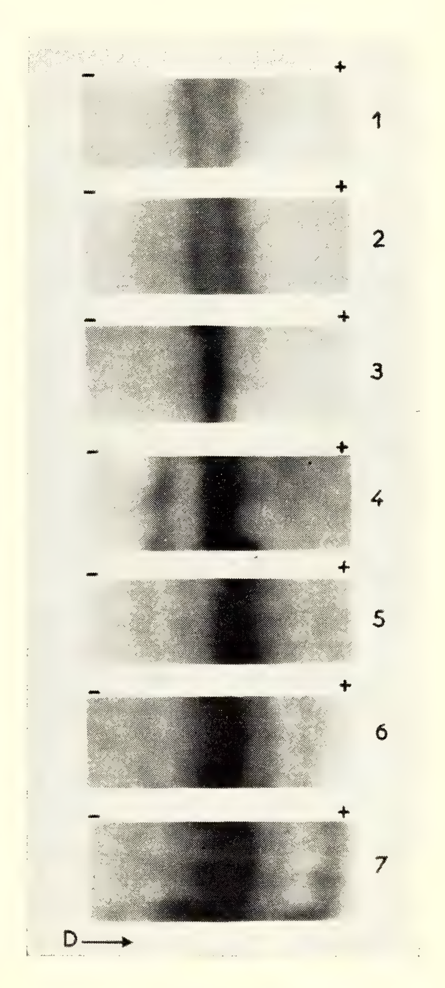


PLANCHE III

ELECTROPHORÈSES SUR PAPIER.

Macrothylacea rubi : repos hivernal. 1 : larves se nourrissant, quatrième au cinquième âge; 2 : fin septembre, peu actives; 3 : octobre, ne se nourrissant plus; 4 : novembre, enfouies dans le sol; 5 : fin décembre; 6 : fin janvier; 7 : fin février.

N. B. — Le cliché est ici limité à l'espace entre le départ (D) et le pôle +.

Nous avons voulu comparer ces résultats à ceux que donnerait une autre espèce passant aussi l'hiver à l'état larvaire : *Th. pityocampa*. Nous avons pu garder une très grosse quantité de ces animaux dans une pièce isotherme voisine de 10°. Jusqu'au 30 janvier, les chenilles mangèrent énormément; la teneur totale des protéines, à cette date, était de 26 p. 1.000, alors qu'elle était déjà de 40 p. 1.000 chez *M. rubi*. Nous avons pratiqué des électrophorèses systématiques jusqu'à la mi-avril. Les chenilles au repos, enrobées de soie, ne bougeaient plus à cette date depuis trois mois.

Les électrophorégrammes sont toujours identiques : deux fractions principales, la plus distale étant la plus importante, l'autre quelquefois divisée en deux fractions accolées. Les examens sont rendus difficiles chez cette espèce à cause de la mélanogenèse rapide de l'hémolymphe.

Malgré l'abondance de la nourriture tout l'hiver, une température et un état hygrométrique constants, les chenilles sont entrées quand même dans cette phase de repos. Nous n'avons cependant pas pu mettre en évidence aucun des phénomènes de prémétamorphose si aisément décelables chez *Macrothylacea rubi*.

Les résultats que nous apportons ici ne sont pas définitifs, mais ils nous paraissent assez significatifs pour suggérer des recherches nouvelles.

La mise en évidence de modifications chimiques dans l'hémolymphe, ainsi que les bouleversements dans les fractions protéiques, font admettre que, durant son repos hivernal, la larve de *M. rubi* traverse en réalité une phase de prémétamorphose, alors que toutes conditions physiques égales d'ailleurs, la chenille de *Th. pityocampa* ne subit aucun changement pendant la même période.

Il nous paraît intéressant de signaler ces faits, car le déclenchement des processus d'histolyse, sans que la forme extérieure soit changée, permet peut-être, chez cette espèce, de surprendre plus aisément les actions hormonales de la métamorphose.

Du point de vue technique, comme nous l'indiquons plus haut, les méthodes d'investigation plus adaptées aux Insectes permettront d'abord de mieux comprendre la signification des diverses fractions, et peut-être de surprendre des modifications jusqu'ici passées inaperçues. Déjà les auteurs ont tenté (Aïzawa, 1957) l'utilisation de tampons différents à des *p*H variés, dans l'espoir d'une meilleure résolution de l'électro-

phorèse sur papier : véronal, phosphate, citrate, borate et trishydroxyméthyl-aminométhane.

Jusqu'ici, le véronal sodique à *p*H 8,6 a donné les meilleurs résultats. Les techniques sur gel d'amidon atteignent le plus haut degré de résolution obtenu à présent. SMITHIES pense que les pores du gel approchent de la dimension des molécules. Depuis la technique originale de SMITHIES, des modifications récentes (recherches inédites [15]) permettent de dénombrer non plus quatorze mais vingt-trois fractions différentes dans le sérum humain.

L'électrophorèse à deux dimensions fournit déjà des renseignements importants sur la dimension des molécules. Par exemple : l'α^2-globuline obtenue sur papier se divise en six fractions différentes dans la deuxième électrophorèse en amidon. Elle donnera aussi, nous le pensons, des renseignements nouveaux sur l'identité et le devenir des diverses fractions protéiques [16].

(Institut Océanographique, Paris.)

BIBLIOGRAPHIE

1. COUSIN (G.). — *Bull. biol. France Belgique*, 1932, suppl. XV, 1-341.
2. TELFER (W. H.) & WILLIAMS (C. H.). — *Journ. of Gen. Physiol.*, 1953, **36**, 389-413.
3. WUNDERLY (C.) & GLOOR (H.). — *Protoplasma*, 1953, **42**, 273-282.
4. AÏZAWA-KEIO & SADAOKI-MURAI. — 1957, **4**, n° 1.
5. DRILHON (A.). — *C. R. Acad. Sc.*, 1954, **238**, 2452-2454.
6. CLARK (E. W.) & GORDON BALL. — *Physiol. Zoology*, 1956, **29**, 205-212.
7. DENUCÉ (J.-M.). — *Zeitsch. für Naturforschung*, 1957, **12 B**, 434-436.
8. DENUCÉ (J.-M.) & RABACY (M.). — *Clinica Chimica Acta*, 1957, **2**, 517-521.
9. DENUCÉ (J.-M.). — *Zeitsch. für Naturforschung*, 1958, **13 B**, 215-218.
10. GRASSMANN (W.) & HANNIG (K.). — *Hoppe Seyler's Stock f. Physiol. Chem.*, 1952, **290**, 1.
11. GRABAR (P.) & WILLIAMS (C. A.). — *Biochem. Biophys. Acta*, 1953, **10**, 193.
12. SMITHIES (O.). — *Biochem. Journ.*, 1955, **61**, 629.
13. FINE (J.-M.) & WASZCZENKO (E.). — *Nature*, 1958, **181**, 269.
14. DRILHON (A.). — *C. R. Acad. Sc.*, 1952, **234**, 1913-1915.

14bis DRILHON (A.). & FLORENCE (G.). — *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **28**, n° 131946.

DRILHON (A.). — *C. R. Soc. Biol.*, 1950, **144**, 224-226.

DRILHON (A.) & VAGO (C.). — *Experientia*, 1953, **9**, 143.

15. FINE (J.-M.). — *C. R. Acad. Sc.*, 1958 (sous presse).
16. SMITHIES (O.) & POULIK. — *Nature*, 1956, **177**, 1033.

LES ENZYMES D'ORIGINE ÉPIDERMIQUE AU COURS DU PHÉNOMÈNE DE LA MUE CHEZ LES INSECTES

Par Charles Jeuniaux [1]

Au moment de la mue, chez une larve d'Insecte, l'épiderme (ou hypoderme) se détache de l'endocuticule. Dans l'espace exuvial ainsi créé, apparaît un liquide. On sait depuis longtemps que, sous l'action de ce liquide exuvial, l'endocuticule est progressivement solubilisée. Il parut logique d'attribuer cette dissolution à l'action d'enzymes, capables notamment d'attaquer la chitine et les protéines (Tower, 1906; Wigglesworth, 1933, 1948; Drach, 1939; Chauvin, 1949). Wigglesworth (1933) démontra la présence de protéases dans le liquide exuvial de *Rhodnius prolixus* L. Passonneau et Williams (1953) ont mis en évidence l'existence d'une chitinase dans le liquide exuvial de la nymphe de *Platysamia cecropia* L.

L'origine du liquide exuvial fut longtemps controversée. On s'accorde actuellement à considérer qu'il est sécrété par les cellules épidermiques, et non par les glandes dermiques, dont la sécrétion formerait plutôt la tectocuticule (strate externe de l'épicuticule : Wigglesworth, 1947, 1948). En effet, un fragment de tégument larvaire de *Galleria*, ne contenant pas de glandes dermiques, et implanté dans la cavité d'une jeune larve, est capable d'y subir plusieurs mues successives, accompagnées de production de liquide exuvial et de digestion de l'endocuticule (Pflugfelder, 1935; Kühn et Piepho, 1938, 1940). Il est donc certain que l'épiderme peut sécréter le liquide exuvial en l'absence des glandes dermiques.

Nous avons repris en détail l'étude de la chitinase exuviale au moyen d'une méthode de dosage consistant à mesurer la quantité de chitine non hydrolysée, plutôt que les produits de l'hydrolyse enzymatique (méthode néphélométrique, Jeuniaux, 1951, 1954).

---

(1) Aspirant du Fonds National Belge de la Recherche Scientifique.

I. — La chitinase exuviale du ver a soie

On peut obtenir du liquide exuvial en quantité appréciable en ligaturant une chenille à la fin de la vie larvaire, entre la tête et le thorax. La mue se déroule normalement, mais le dépouillement ne peut avoir lieu. L'exuvie larvaire forme un sac, fermé antérieurement par la ligature. Le liquide exuvial est accumulé entre les deux cuticules (Bounhiol, 1948).

Ce liquide exuvial est doué d'une nette activité chitinolytique. Comme pour les autres chitinases connues, le *p*H optimum est voisin de 5,4 et la température optimale voisine de 40° C (Jeuniaux et Amanieu, 1955).

Les exuvies larvaires et prénymphales de *Bombyx mori* retiennent une quantité appréciable de chitinase exuviale : leurs extraits aqueux sont doués de propriétés chitinolytiques, comme l'avaient déjà montré Hamamura et ses collaborateurs (1940, 1954). Mais les propriétés cinétiques décrites par ces auteurs sont inexactes : la cinétique d'un extrait d'exuvies, préparé selon Hamamura, est identique à celle de la chitinase du liquide exuvial, obtenu par ligature. C'est donc bien le même enzyme que l'on trouve dans le liquide exuvial proprement dit et dans les extraits d'exuvies.

II. — La chitinase exuviale chez d'autres insectes

Chez la plupart des Insectes, il est très difficile de recueillir le liquide exuvial proprement dit. Mais on peut prendre comme témoin des propriétés enzymatiques du liquide exuvial d'un Insecte celles des extraits aqueux de ses exuvies fraîches. Chez tous les Insectes examinés, qu'ils soient holométaboles (Coléoptères, Lépidoptères) ou hétérométaboles (Orthoptères, Chéleutoptères), les extraits d'exuvies larvaires, prénymphales ou nymphales sont doués de propriétés chitinolytiques évidentes. Les propriétés cinétiques de ces chitinases sont semblables à celles de la chitinase exuviale du Ver à soie. On peut en conclure que la sécrétion de chitinase au moment de la mue est une propriété commune à tous les Insectes.

III. — Elaboration cyclique de la chitinase exuviale au cours du développement larvaire du ver a soie

La digestion de la chitine cuticulaire est un processus hydrolasique extracellulaire; pour étudier la sécrétion de chitinase exuviale par l'épiderme, il y a donc lieu de distinguer deux stades : celui de l'élaboration de l'enzyme au sein des cellules et celui de l'excrétion du produit élaboré.

L'excrétion de la chitinase exuviale coïncide probablement avec celle du liquide exuvial; elle doit donc avoir lieu au début de la période de mue.

Nous avons cherché à préciser le moment d'élaboration de la chitinase par les cellules épidermiques. L'enzyme n'est-il élaboré que peu avant la mue, juste avant d'être excrété ? Est-il au contraire élaboré pendant l'intermue et accumulé dans les cellules, soit sous une forme active, éventuellement bloquée par un inhibiteur, soit sous la forme d'un précurseur inactif ?

La présence de chitinase active, de prochitinase et d'inhibiteurs a été recherchée au cours du dernier âge larvaire et de la mue nymphale du Ver à soie, dans des broyats d'épidermes soigneusement isolés (voir tableau).

Les broyats d'épiderme sont dépourvus de chitinase active pendant toute la période d'intermue. La présence de chitinase dans les tissus épidermiques n'est évidente que trois jours après la « dernière défécation », soit au moment de la préparation à la mue. L'addition de quantités connues de chitinase microbienne, purifiée ou non, au broyats d'épiderme permet de démontrer l'absence d'inhibiteurs de cet enzyme et de précurseur enzymatique pendant l'intermue, mais y révèle la présence de substances activatrices.

La chitinase exuviale n'est donc présente dans l'épiderme que pendant un laps de temps relativement court, environ quarante-huit heures avant l'exuviation. L'élaboration de chitinase par les cellules épidermiques obéit à un cycle parallèle au cycle de mues et d'intermues. Sachant que d'autres mécanismes caractéristiques de la mue sont sous contrôle hormonal, il est logique de supposer que la sécrétion cyclique de chitinase exuviale l'est aussi.

CYCLE D'ÉLABORATION DE LA CHITINASE EXUVIALE DANS L'ÉPIDERME DU VER A SOIE

SOLUTION	AGE DES CHENILLES	Chitine solubilisée, en pourcentage de la quantité initiale (2)
Témoin (eau)		0
Chitinase microbienne seule (dilution : 1/3).		66
Epidermes broyés en présence de chitinase microbienne (dilution : 1/6)	1° 5 jours après 4e mue	55
	2° 10 jours après 4e mue (soit 24 à 36 h. avant la DD) (1).	68
	3° 13 jours après 4e mue (soit 12 à 24 h. après la DD) (1).	68
	4° 15 jours après 4e mue (3 jours après la DD; 1 à 2 jours avant mue nymphale) ..	80,5
Epidermes seuls........	1° 5 jours après 4e mue	3
	2° 10 jours après 4e mue (soit 24 à 36 h. avant la DD) (1).	0
	3° 13 jours après 4e mue (soit 12 à 24 h. après la DD) (1).	0
	4° 15 jours après 4e mue (3 jours après la DD; 1 à 2 jours avant mue nymphale) ..	40

(1) DD = Dernière défécation.

(2) Méthode néphélométrique indirecte : 1,8 mg de chitine pulvérisée, mise en présence de 3 ml d'extrait enzymatique à 0° C, séparée de la solution par centrifugation et suspendue dans 6 ml de tampon acide citrique - Na_2HPO_4, 0,1 M, de *p*H 5,2. Deux heures d'incubation à 37° C.

IV. — DESTINÉE DE LA CHITINASE PENDANT LA RÉSORPTION DU LIQUIDE EXUVIAL

On sait que l'épiderme, juste avant l'exuviation, est le siège d'une résorption active du liquide exuvial. En effet, celui-ci a presque totalement disparu au moment du dépouillement : le nouveau tégument est à peine humide. Des acides aminés marqués, injectés entre les deux cuticules d'une nymphe de *Platysamia cecropia* L. prête à la mue, ont été retrouvés vingt-quatre heures plus tard dans les protéines tissulaires de l'adulte « en formation » (PASSONNEAU et WILLIAMS, 1953).

Alors que le liquide exuvial semble être dégluti chez *Bombyx mori* (WACHTER, 1930; LESPERON, 1937; BOUNHIOL, 1948), il est au contraire résorbé par toute la surface de la peau chez d'autres Insectes (*Rhodnius prolixus* : WIGGLESWORTH, 1933; *Platysamia cecropia* : PASSONNEAU et WILLIAMS, 1953). Comment, dans ce cas, le liquide exuvial riche en chitinase peut-il traverser une cuticule chitineuse en formation, sans dommage pour celle-ci ? Ce problème a été évoqué par divers auteurs, qui ont proposé des explications plus ou moins satisfaisantes (épicuticule fonctionnant comme un ultrafiltre spécial, présence d'inhibiteurs de la chitinase dans la cuticule en formation, etc.).

Les observations expérimentales suivantes nous suggèrent une explication plus simple :

1° Si l'on met en présence, en quantités déterminées, de la chitinase et de la chitine pulvérisée (sous forme colloïdale), la chitinase est presque instantanément adsorbée sur son substrat : après centrifugation de la chitine, le liquide surnageant ne contient plus que des traces d'activité chitinolytique. Si, après décantation, on abandonne la chitine centrifugée à 37° C, celle-ci ne tarde pas à s'hydrolyser sous l'effet de la chitinase adsorbée, qu'on peut récupérer en partie [2].

2° La chitinase peut être adsorbée de la même façon, mais un peu plus lentement, non seulement sur de la chitine pure « native », mais encore sur des cuticules intactes de Vers à soie.

3° Des exuvies fraîches d'insectes, broyées en présence d'eau, libèrent toujours de la chitinase.

---

(2) Ce procédé a été utilisé au cours de la purification d'une chitinase microbienne (JEUNIAUX, 1956).

4° Ligaturées entre la tête et le thorax, soixante-douze heures avant la mue nymphale, les chenilles de *Saturnia pavonia* L. muent sans parvenir à se dépouiller de la peau larvaire, comme *Bombyx mori*. Mais la résorption du liqujde exuvial a lieu normalement, et il n'y a pas accumulation de liquide entre les deux cuticules. Si on injecte de l'eau distillée entre les deux cuticules et qu'on l'y laisse stagner quelques heures, cette eau n'est plus résorbée. Mais on y décèle une activité chitinolytique approximativement aussi intense que celle du liquide exuvial d'un Ver à soie semblablement ligaturé. Cette chitinase ne peut provenir que de l'exuvie non rejetée.

Il semble donc qu'une grande partie de la chitinase contenue dans le liquide exuvial est adsorbée sur la chitine de l'ancienne cuticule. Au moment de la résorption, le liquide exuvial est pratiquement dénué d'activité chitinolytique et peut être résorbé par l'épiderme sans dommage pour la chitine en formation. La chitinase exuviale est éliminée avec l'exuvie à laquelle elle est adsorbée.

V. — Conclusions

a) La sécrétion de chitinase par l'épiderme au moment de la mue est une propriété commune à toutes les larves d'insectes.

b) L'élaboration de la chitinase exuviale obéit à un cycle parallèle au cycle de mue et d'intermue, et est donc vraisemblablement commandée par l'hormone de mue. Les cellules épidermiques n'élaborent la chitinase qu'au moment de la mue, pendant un laps de temps relativement court.

c) La chitinase est excrétée peu après son élaboration; elle participe à la constitution du liquide exuvial, qui prend place entre l'épiderme détaché et l'ancienne cuticule.

d) La chitinase s'adsorbe sur la chitine de l'endocuticule, dont elle assure la solubilisation, par hydrolyse. Elle reste adsorbée : sur la chitine non dissoute (celle de l'exocuticule ?) et est éliminée avec l'exuvie au moment de l'ecdysis.

e) La cinétique de la chitine exuviale des Insectes est semblable à celle des autres chitinases, caractérisées par leur grande thermolabilité, un *p*H optimum situé entre 4,9 et 5,5 et une température optimale voisine de 40° C.

Laboratoires de Biochimie, Institut L. Frédéricq,
Université de Liège (Belgique).

BIBLIOGRAPHIE

BOUNHIOL (J.-J.), 1948. — Actes du VIIe Congrès Séricicole International. Alès, France.
CHAUVIN (R.), 1949. — Physiologie de l'Insecte. I. N. R. A., Paris.
DRACH (P.), 1939. — *Ann. Institut Océan.*, Paris, **19**, 103.
HAMAMURA (Y.) & KANEHARA (Y.), 1940. — *Bull. Agric. Chem. Soc. Japan*, **16**, 907.
HAMAMURA (Y.), IIDA (S.), OTSUKA (M.) KANEHARA (Y) & ITO (S.), 1954. — *Bull. Faculty Text. Fibers, Kyoto Univ.*, **1**, 127.
JEUNIAUX (Ch.), 1951. — *Arch. int. Physiol.*, **59**, 242.
JEUNIAUX (Ch.), 1954. — *Mém. Classe Sciences Acad. Roy. Belg.*, **28**, fasc. 7.
JEUNIAUX (Ch.), 1956. — *Arch. int Physiol. Bioch.*, **64**, 522.
JEUNIAUX (Ch.) & AMANIEU (M.), 1955. — *Arch. int. Physiol. Bioch.*, **63**, 94.
KUHN (A.) & PIEPHO (H.), 1938. — *Biol. Zbl.*, **58**, 12.
KUHN (A.) & PIEPHO (H.), 1940. — *Biol. Zbl.*, **60**, 1.
LESPERON (L.), 1937. — Thèse, Paris (cité par BOUNHIOL, 1948).
PASSONNEAU (J. V.) & WILLIAMS (C. M.), 1953. — *J. Exp. Biol.*, **30**, 545.
PFLUGFELDER (O.), 1935. — *Zool. Anz.*, **109**, 131.
TOWER (W. L.), 1906. — *Biol. Bull.*, **10**, 176.
WACHTER (S.), 1930. — *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **23**, 381.
WIGGLESWORTH (V. B.), 1933. — *Quart. J. Micr. Sci.*, **76**, 269.
WIGGLESWORTH (V. B.), 1947. — *Proc. Roy. Soc.*, B, **134**, 153.
WIGGLESWORTH (V. B.), 1948. — *Biol. Rev.*, **23**, 408.

Discussion

M. POSSOMPÈS. — Pourrais-je avoir des précisions sur la digestion de l'exocuticule au cours de la mue et sur l'activité chitinolytique du liquide exuvial ?

M. JEUNIAUX. — 1° L'exocuticule résiste généralement à l'action lytique du liquide exuvial, tandis que l'endocuticule est dissoute en grande partie. Mais il semble que, chez certaines larves dont les téguments ne sont pas sclérifiés (larves d'Abeilles), la chitine et les protéines cuticulaires sont complètement solubilisées, de sorte que l'exuvie n'est constituée que de la seule épicuticule (voir ARONSSOHN, 1910, *C. R. Soc. Biol.*, **68**, 1.111).

2° Le fait que la chitinase est presque totalement adsorbée à la chitine de l'ancienne cuticule suppose que le liquide exuvial, au moment de la résorption, est dépourvu de cet enzyme. C'est ce que j'ai observé, en effet, en prélevant le liquide exuvial *in situ*, chez un Ver à soie, au moment de la quatrième mue larvaire, une à deux heures avant l'exuviation. Quant au liquide exuvial accumulé par ligature, il doit être considéré comme un liquide exuvial anormal (sécrétion surabondante, stagnation sous l'ancienne cuticule, dont la chitine est totale-

ment solubilisée, ce qui permet la « libération » de l'enzyme adsorbé).

M. Joly. — Quelles quantités de fluide recueillez-vous ?

M. Jeuniaux. — Les ligatures entre tête et thorax permettent de recueillir, après la mue nymphale, entre 0,2 et 1 ml de liquide intercuticulaire par individu.

M. Schaller. — Des extraits d'exuvies de larves d'Insectes aquatiques ont-ils été tentés ? Peut-on tester la chitinase ainsi obtenue ?

M. Jeuniaux. — Les exuvies de larves aquatiques se prêtent mal à la recherche des enzymes du liquide exuvial, en raison de leur diffusion inévitable dans le milieu ambiant. Des dosages pourraient être tentés, à condition de placer les larves prêtes à muer dans une petite quantité d'eau, qui, après la mue, serait recueillie, mesurée, et testée au point de vue de ses propriétés enzymatiques.

M. Bounhiol. — A la suite de diverses opérations réalisées peu avant le filage, des Vers à soie présentent une mue nymphale anormale, caractérisée par l'épaisseur extraordinaire de l'exuvie sous laquelle se cache un tégument nymphal généralement imparfait. Ces exuvies, que nous appelons « charnues », « en cuir », sont peut-être la conséquence d'une insuffisance des diastases (chitinases ? protéases ?) du liquide exuvial. Je souhaite vivement que vous puissiez venir étudier un jour de tels opérés dans notre laboratoire.

M. Abeloos. — Ces mécanismes sont-ils différents chez les Crustacés ?

M. Jeuniaux. — Lucienne Renaud, en 1949, a étudié quelques aspects de la mue chez le Crabe *Maia squinado*. Elle a observé l'apparition de substances dosables comme la glucosamine par la méthode colorimétrique de Dumazert et Marquet, aux stades préparatoires à la mue, dans l'épiderme et les strates cuticulaires internes (couche membraneuse). Mais ce travail n'apporte pas la preuve d'une sécrétion de chitinase au moment de la mue. D'autre part, il n'y a pas de production de liquide exuvial, mais une « gélification », un gonflement de la couche membraneuse, peu après la rétraction de l'épiderme. Cette gélification, que j'étudie en ce moment à la Station biologique de Roscoff, n'est pas le résultat de l'action d'une chitinase. Il est donc vraisemblable que les processus enzymatiques accompagnant la mue chez les Crustacés sont fort différents de ceux qui viennent d'être décrits chez les Insectes.

REMARQUES SUR LA MÉTAMORPHOSE CHEZ LES ACRIDIENS

Par P. Joly (Strasbourg)

La transformation d'une larve d'Acridien en imago résulte de transformations élémentaires assez nombreuses et diverses, mais l'une des plus marquantes est la poussée des ailes qui sera seule étudiée ici.

Des observations banales montrent que les ailes imaginales se développent au début du stade V sous la cuticule des ptérothèques; or des implantations de *Corpora allata* pendant cette période permettent d'obtenir des adultoïdes à ailes d'autant plus courtes que l'intervention a été plus précoce : si on compte 0 le jour de la quatrième mue, — 1 le précédent, + 1 le suivant, + 2 etc, on trouve les valeurs suivantes :

Date de la greffe...	— 2	0	1	2	3	4	5
Longueur des ptérothèques (1) (en mm)	23,6	34,2	43,3	42,0	47,8	49,3	48.5

On peut se demander si l'effet de la greffe n'a pas été simplement de bloquer la croissance alaire.

Pour tester cette hypothèse, il suffit de comparer la courbe donnant la longueur des ptérothèques des animaux greffés en fonction de la date de la greffe avec la courbe de croissance des ailes pendant le stade V.

Malheureusement, cette dernière n'est pas directement accessible puisque cette croissance s'effectue sous la cuticule des ptérothèques du stade V.

Toutefois, l'étude des mitoses dans l'épiderme alaire permet de reconstituer cette courbe avec une certaine approximation.

L'accroissement de la surface alaire est dû, pour une part,

(1) Chaque valeur est la moyenne d'une dizaine d'individus dont la taille fémorale moyenne (longueur moyenne du fémur III) était d'environ 17 mm.

à la prolifération des cellules hypodermiques qui augmente leur nombre et pour une autre part à un aplatissement de ces cellules qui augmente la surface de chacune. Pour s'en rendre compte, il suffit de comparer une aile de stade V jeune (avant les mitoses) et une aile d'imago.

	Longueur (en mm)	Surface	Nombre de cellules par unité mm²	Nombre total des cellules
Stade V jeune...	10,34	107 s	6.547	700 n
Imago...........	48,76	2.377 s	1.884	4.488 n

Le nombre des cellules est donc multiplié par environ 6,4 (chaque cellule se diviserait donc 2 à 3 fois) et la surface de chacune est multipliée par environ 3,5.

On peut se demander quels sont les rapports entre la prolifération des cellules et leur aplatissement. Le seul fait accessible à l'observation est qu'au moment où les mitoses s'achèvent (jour 3), l'aplatissement est lui aussi terminé, les deux processus vont sans doute de pair. Pour une lignée cellulaire se divisant 3 fois on aurait :

$$s \xrightarrow[\text{1}^{\text{re}}\text{ division}]{} 2\,s' \xrightarrow[\text{2}^{\text{e}}\text{ division}]{} 4\,s'' \xrightarrow[\text{3}^{\text{e}}\text{ division}]{} 8\,S$$

avec évidemment $s < s' < s'' < S$. On peut donc admettre sans grande erreur qu'à chaque mitose la différence entre la surface occupée par deux cellules filles et la surface précédemment occupée par leur cellule mère est constante et égale à une certaine surface σ (cela revient à prendre $s' = \frac{4\,S + 3\,s}{7}$ et $s'' = \frac{6\,S + s}{7}$, ce qui correspond bien à l'inégalité $s < s' < s'' < S$ et ne peut de ce fait être très écarté de la réalité). Ceci permet de relier la surface alaire au nombre des cellules par une loi simple : chaque mitose accroît la surface alaire de la quantité σ, après N mitoses, la surface alaire est donc :

$$P = Po + N\sigma$$

D'autre part, le nombre N des mitoses se produisant pendant un laps de temps assez court est proportionnel au nombre n

des figures mitotiques simultanément observables pendant ce laps de temps.

Par unité de surface, on a donc N = Kn.

Or n est directement accessible à l'observation : nos numérations nous ont donné :

Jour	0	1	2	3	4	5
n	2,60	5,10	28,07	10,00	0,00	0,00

Dans ces conditions, si P est la surface de l'aile et L sa longueur, nous avons :

Po = 107 unités et P 4 = 2.377 (mesures directes).

$\Delta_0 P = 2{,}60 \times K$

$\Delta_1 P = 5{,}10 \times K$

$\Delta_2 P = 28{,}07 \times K$

$\Delta_3 P = 10{,}00 \times K$ d'où

$$P\,4 = Po + \Delta_0 + \Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_3 = Po + 45{,}77$$

$$K = \frac{P\,4 - Po}{45{,}77} = \frac{2.377 - 107}{45{,}77} = 49{,}6$$

d'où l'on tire

en plus de la mesure directe : $L_0 = \ldots$ 10,34 mm

$P_1 = P_0 + \Delta_0\, p = 107 + (49{,}6 \times 2{,}60) = 235{,}96$ $\quad L_1 = \sqrt{P_1} = 15{,}36$ mm

$P_2 = P_1 + \Delta_1\, p = 235{,}96 + (49{,}6 \times 5{,}10) = 488{,}92$ $\quad L_2 = \sqrt{P_2} = 22{,}11$ mm

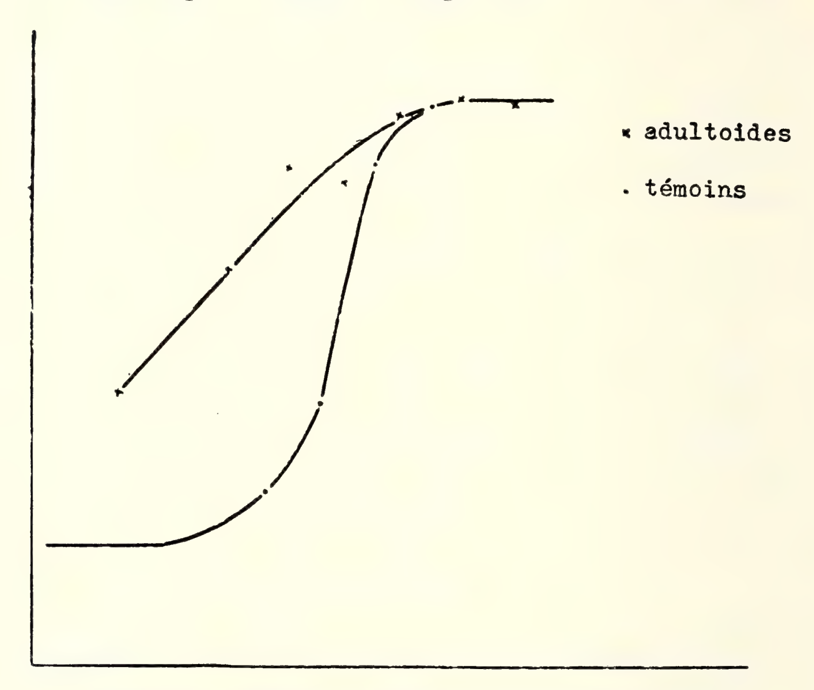
$P_3 = P_2 + \Delta_2\, p = 488{,}92 + (49{,}6 \times 28{,}07) = 1.881{,}19$ $\quad L_3 = \sqrt{P_3} = 43{,}37$ mm

$P_4 = P_3 + \Delta_3\, p = 1.881{,}19 + (49{,}6 \times 10\ \ ) = 2.377{,}19$ $\quad L_4 = \sqrt{P_4} = 48{,}76$ mm

On aboutit ainsi aux deux courbes de la figure 1. On voit immédiatement que ces deux courbes ne se superposent pas, et ne sont même pas parallèles. On ne peut donc, comme je l'avais suggéré en commençant, admettre que l'hormone juvénile arrête le développement alaire là où il en était au moment de l'implantation.

On constate que le développement « résiduel » qui se produit après l'implantation est d'autant moins important que celle-ci a été plus tardive. Ce fait serait en bon accord avec l'hypothèse que l'hormone juvénile est antagoniste d'une autre substance ayant une action positive sur la métamorphose. Cette seconde

substance sécrétée au début du stade V s'épuiserait progressivement pour disparaître le jour 3. Dans ces conditions, il est aisément compréhensible qu'une implantation pratiquée le jour 2 alors que l'hormone juvénile ne rencontre plus que peu de substance antagoniste agisse beaucoup plus vite qu'une implantation pratiquée le jour 0, alors qu'il y a chez le récepteur beaucoup de substance antagoniste.



Croissance comparée de l'aile chez des animaux témoins et chez des adultoïdes obtenus par implantations de *Corpora allata*. *En ordonnées*, les longueurs alaires; *en abscisses*, les temps.

Bibliographie

JOLY (L.), 1954. — Résultats d'implantations systématiques de *Corpora allata* à de jeunes larves de *Locusta migratoria*. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, 579-583.

— 1955. — Analyse du fonctionnement des *Corpora allata* chez *Locusta migratoria*. *C. R. Soc. Biol.*, **149**, 584-587.

— 1957. — Rapports entre l'hormone juvénile et l'hormone chromatotrope chez *Locusta migratoria*. Congrès de l'U. I. E. I. S., Paris.

— 1958. — L'ovaire de *Locusta migratoria* après ablation des *Corpora allata*. Sous presse.

JOLY (P.), JOLY (L.) et HALBWACHS (M.), 1955. — Contrôle humoral du développement chez *Locusta migratoria*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, II[e] sér., 257-261.

Discussion

M. Bounhiol. — A quel stade étaient prélevés les C. A. destinés à être implantés ?

M. Joly. — Les C. A. implantés provenaient d'imagos mâles et femelles au début de leur activité sexuelle; ceux des femelles étaient beaucoup plus gros, chaque récepteur recevait un C. A. de mâle et un de femelle.

QUELQUES ASPECTS DE LA MÉTAMORPHOSE CHEZ LES GASTÉROPODES

Par M. DE LARAMBERGUE
Professeur à la Faculté des Sciences de Poitiers.

Le terme de métamorphose évoque aussitôt les processus complexes du développement indirect des Insectes et des Batraciens, caractérisé par les avatars que subissent les larves lors de leur transformation en imagos ou en jeunes. S'il est vrai que ces deux groupes présentent les exemples classiques et ont fait les frais de la plupart des expériences modernes sur les métamorphoses, d'autres nous offrent aussi des phénomènes du même ordre, comme le rappelle ABELOOS (1956) dans un ouvrage récent.

Il m'a paru intéressant, à l'occasion de ce Colloque, d'apporter quelques documents, illustrés de projections, sur les Gastéropodes. J'envisagerai tout d'abord certaines modalités des métamorphoses adaptatives dans le cadre du développement indirect considéré comme primitif, et ensuite quelques processus moins apparents se déroulant au cours des développements dits directs, sans larve libre.

I

Chez les Mollusques à *développement indirect*, l'embryon s'organise d'abord en trochophore comme chez les autres *Spiralia*, puis se transforme en larve véligère caractéristique. La tête avec son vélum, le pied, la masse viscérale recouverte du manteau et de l'ébauche coquillière s'individualisent. Chez les Gastéropodes, au cours de cette transformation, la masse viscérale commence à s'enrouler ainsi que la coquille et subit la torsion qui modèle de façon si importante le plan d'organisation.

La larve véligère mène une vie planctonique. Elle est soutenue par les battements ciliaires du vélum, qui joint à son rôle locomoteur celui d'appareil capteur des particules alimen-

taires. Elle est protégée typiquement par une coquille larvaire hélicoïde, dans laquelle elle peut se rétracter, à l'abri de l'opercule qui vient en obturer l'ouverture.

Au terme de la vie larvaire, le vélum régresse et parfois se détache en lambeaux. Les fibres musculaires qui permettaient sa rétraction sont phagocytées. Les cellules excrétrices et le cœur larvaires disparaissent tandis que le poids de la coquille entraîne la larve vers le fond. Le pied se développe en sole de reptation ventrale et l'appareil digestif s'adapte à un nouveau mode d'alimentation. La transformation peut être assez brusque ou présenter dans certains cas une phase transitoire appelée « Veliconcha » encore capable de nage intermittente mais déjà pourvue d'un pied rampant, comme l'a montré Werner (1955) dans son étude sur *Crepidula*.

La métamorphose correspond donc, chez la plupart des formes marines à développement indirect, au changement écologique entraîné par le passage de la vie pélagique à la vie benthique.

L'évolution ontogénique qui conduit de la larve véligère au type Gastéropode rampant, banal, paraît assez simple, mais étant donné la grande diversité des modes de vie réalisés dans cette classe de Mollusques, il n'est pas surprenant que la métamorphose amorce souvent des déviations prononcées. Nous en examinerons quelques cas dans le cadre des adaptations à la vie benthique (la plus répandue), à la vie pélagique et à la vie parasitaire.

Diverses espèces, parmi les Prosobranches benthiques ou côtiers, ou les Pulmonés thalassophiles, mènent à l'état adulte une vie plus ou moins sédentaire, appliquée sur le substratum par un pied à sole discoïde et adhésive, à l'abri d'une coquille évasée ou conique. Leurs larves, en se métamorphosant, perdent vélum et opercule et l'étalement du bord du manteau modifie brusquement la géométrie de la croissance coquillière. Le développement de *Patella* en offre un exemple (Dodd, 1957). Chez beaucoup d'autres, sans parenté phylétique, le type « patelliforme » avec une apparence de symétrie extérieure, dont la nature secondaire a été bien soulignée par Yonge (1947) et Eales (1950), se réalise par une évolution convergente liée au mode de vie. Dans quelques cas, la métamorphose peut être suivie d'une fixation définitive par cémentation de la coquille sur le support. Ainsi les Vermétidés sont

devenus tubicoles et leur pied a régressé. Enfin, certaines espèces ne possèdent de coquille qu'à l'état larvaire. Elles la rejettent et leur masse viscérale dénudée, cessant de s'enrouler, s'incorpore en général à la face dorsale du pied. Le corps allongé devient « limaciforme ». Cette transformation se rencontre chez beaucoup d'Opisthobranches et exceptionnellement chez les Prosobranches *(Titiscania)*.

Du point de vue de la nutrition, la microphagie des larves pélagiques, utilisant les courants tourbillonnaires créés par les battements des cils du vélum dirigés vers la bouche, fait place au mode d'alimentation correspondant au régime de l'adulte benthique.

Chez les formes rampantes, généralement herbivores ou prédatrices, la radula manœuvrée par le bulbe buccal à l'extrémité du mufle, ou d'une trompe dévaginable en particulier chez les Sténoglosses, ratisse, broute ou déchiquette la nourriture qu'elle transporte dans l'œsophage. Le problème de l'obtention de la nourriture est différent pour les Gastéropodes menant une vie sédentaire ou fixée. Aussi est-il intéressant de voir se réaliser souvent un nouveau dispositif de microphagie, découvert par ORTON (1912) et qui est assez répandu, ANKEL (1938) WERNER (1953). La cavité palléale et la branchie constituent un filtre cilio-muqueux qui retient les particules apportées par le courant respiratoire et les agglomère en un boudin alimentaire acheminé automatiquement par une gouttière ciliée vers le mufle, où il est gobé par la radula.

Divers Gastéropodes conservent un mode de vie pélagique, mais, malgré cette continuité, ils présentent une métamorphose d'autant plus remarquable que leur forme adulte est plus étrange. Tels sont les Hétéropodes parmi les Prosobranches. *Atlanta* conserve une mince coquille qui devient carénée et un opercule; le pied comprimé dans le plan sagittal et étalé se transforme en nageoire. Chez *Firoloida*, la métamorphose poussée à l'extrême se déroule en quelques heures (FRANC, 1948-1949), une saillie caudale contractile apparaît sur le lobe operculigère du pied, dont le lobe moyen forme une nageoire ventrale, le mufle s'allonge, se gonfle et devient transparent, les yeux se pigmentent et s'hypertrophient, tandis que le vélum dégénère. Coquille et opercule sont rejetés et la masse viscérale devient un nucléus rudimentaire par rapport au reste du corps. Les Hétéropodes vivent en prédateurs aux dépens d'autres organismes planctoniques. Il en est de même

des Opisthobranches gymnosomes qui ont aussi perdu leur coquille. Tandis que les Thécosomes qui l'ont conservée et qui nagent comme eux au moyen d'expansions du pied en forme de nageoires, ont une alimentation microphage par courants ciliaires.

L'adaptation au parasitisme chez les Gastéropodes retentit profondément sur leur morphologie. Je n'envisagerai ici que la série classique, exposée dans tous les traités, allant des parasites externes les moins modifiés, comme les *Pelseneeria,* dont j'ai pu étudier quelques exemplaires avec Mme Guillard (non publié), en passant par les *Stilifer,* encore pourvus d'une coquille et plus ou moins enfoncés dans les téguments de leur hôte, jusqu'à ceux qui sont devenus de vrais endoparasites : le *Gasterosiphon* et les Entoconchidés.

Les Gastéropodes parasites sont tous dépourvus de radula (type Aglosse, certainement polyphylétique) et leur pharynx devient suceur chez ceux qui ont encore un mufle ou une trompe implantée dans leur hôte. Parmi les Endoparasites, le pharynx manque chez *Entocolax,* et même le tube digestif fait défaut chez *Enteroxenos* et *Parenteroxenos* qui se nourissent par voie diffusive dans le cœlome des Echinodermes où ils sont hébergés. Ils sont devenus des sortes de boudins méconnaissables. *Parenteroxenos dogieli* peut mesurer plus de 1,20 m sur 4-5 mm de diamètre. La présence des embryons qu'ils incubent et des larves véligères indiscutables révèle seule leur parenté zoologique.

La métamorphose de ces étranges formes, que l'on pouvait présumer spectaculaire, était malheureusement inconnue, en dehors de quelques stades d'*Enteroxenos,* décrits par Bonnevie (1902). Mandahl-Barth (*in* Heding et Mandahl-Barth, 1938) avait esquissé un schéma d'évolution probable pour *Entocolax ludwigi* qui doit pénétrer à travers les téguments, mais, plus récemment, Schwanwitsch (1946) a pu suivre la métamorphose d'*Entocolax schwanwitschi,* et Ivanov (1949) celle de *Parenteroxenos dogieli.*

Les larves véligères d'*E. schwanwitschi* rejetées par le tube digestif et l'anus de l'holothurie, ont une coquille spiralée, un opercule et divers organes larvaires. Introduites dans l'intestin d'un nouvel hôte, elles perdent coquille et opercule, leur manteau se retrousse et la cavité palléale disparaît, le pharynx larvaire commence à se dévaginer par la bouche; c'est le début

de la métamorphose. L'auteur trouve ensuite dans l'épaisseur des parois de l'intestin un corps sphérique où l'on reconnaît encore quelques organes larvaires, mais singulièrement transposés. D'après SCHWANWITSCH, la larve a percé la muqueuse et s'est établie dans la paroi intestinale. Elle a évaginé par dilatation de la bouche la plus grande partie de son intestin larvaire, de sorte que l'épithélium stomodéal est devenu externe et recouvre les téguments également retournés. Par ce processus ils se sont étendus au-delà de la masse viscérale et se rejoignent au point qui deviendra le siphon, en délimitant la future cavité incubatrice. Ensuite, le parasite s'allonge, perce le péritoine et fait saillie dans le cœlome, tandis que les organes larvaires régressent, sauf l'ébauche ovarienne.

La métamorphose de *Parenteroxenos dogieli,* selon IVANOV (1949), montre un rejet encore plus précoce et important des parties larvaires. Après son introduction dans le tube digestif de l'holothurie, la larve perd non seulement sa coquille mais encore son manteau et la masse viscérale occupée par des cellules chargées de vitellus. Le reste, formé de la partie céphalo-pédieuse, est entouré de cils. Le stomodéum se transforme d'emblée en une vésicule interne par fermeture de la bouche. Sous cette forme réduite, la larve s'établit dans l'épaisseur des parois intestinales de l'hôte. Elle est entourée par l'épiderme qui a perdu ses cils et rappelle le stade correspondant d'*Entocolax;* mais ici la vésicule d'origine stomodéale deviendra directement la cavité incubatrice, et dans le parenchyme intermédiaire apparaît l'ébauche gonadique. La cavité incubatrice, au centre du boyau de plus en plus allongé, s'ouvre dans l'intestin de l'hôte par un siphon cilié. Près de lui apparaît un amas testiculaire, tandis que l'ovaire forme une longue saillie à la base de laquelle débouche l'oviducte, ce sont les seuls organes différenciés.

Les Gastéropodes endoparasites qui nous offrent des exemples de régression liée à la vie parasitaire, parmi les plus accentués dans la série animale, montrent que l'origine de cette régression provient d'une déviation de la métamorphose larvaire particulièrement précoce dans les cas extrêmes.

II

Le terme de *développement direct* désigne généralement les cas où l'éclosion libère un jeune qui présente déjà, à la taille près, l'aspect général et l'organisation caractéristique de l'adulte. Il semble donc que tout processus de métamorphose soit banni, mais en ce qui concerne les Gastéropodes il faut considérer les faits de plus près.

Chez beaucoup d'Opisthobranches, parmi les Prosobranches chez bon nombre d'espèces marines et chez les formes d'eau douce, enfin chez la plupart des Pulmonés d'eau douce — j'envisagerai plus loin le cas des formes terrestres — l'embryon passe par des stades identiques ou homologues des larves trochophore et véligère, tourbillonnant sous l'action des battements ciliaires à l'intérieur des enveloppes de l'œuf. Il existe par conséquent des processus de métamorphose : perte de certains organes transitoires, modifications parfois importantes de la morphologie, qui se déroulent avant l'éclosion, à l'abri des membranes de l'œuf.

Il semble donc que l'aspect direct du développement chez les Gastéropodes soit dû en quelque sorte au retard apporté à l'éclosion, permettant à des stades de type larvaire d'évoluer à l'intérieur de l'œuf. Les modalités de cette éclosion différée paraissent dépendre de conditions d'ordre nutritial et l'on peut envisager quatre types de facteurs :

1° La richesse initiale en vitellus. Son accumulation dans des ovocytes volumineux, peut entretenir un développement prolongé. Cela se vérifie chez beaucoup de Prosobranches, mais ne constitue pas une règle générale. En effet, Thorson (1950) remarque que si les larves typiques « planctotrophes » naissent toujours de petits œufs, pauvres en vitellus, il existe aussi des larves pélagiques précocement issues de gros œufs. Mais elles sont en fait « lécitothrophes » et emportent un abondant reliquat de vitellus, aux dépens duquel elles vivent sans prendre de nourriture pendant leur vie pélagique.

2° La présence du liquide albumineux sécrété par les glandes de l'oviducte, dans lequel baigne l'embryon, même pauvre en vitellus, à l'intérieur de l'œuf et qu'il absorbe pour se nourrir.

3° La viviparité qui se rencontre dans diverses familles. Il s'agit généralement d'une rétention des œufs dans les voies

femelles plus ou moins dilatées en poches incubatrices. Les embryons se développent grâce à leurs réserves propres ou à l'albumine qui les entoure dans les œufs. Ceux-ci éclosent avant d'être pondus en libérant des jeunes. Il ne semble pas qu'il y ait apport nutritif par les voies femelles, et ceci nous ramène au cas précédent. Cependant, HUBENDICK (1952) a signalé une espèce des îles Fidji : *Emmericia maculata* (Mousson), pour laquelle il propose le nom de genre nouveau de *Veloplacenta* parce que les larves incubées ont un vélum lobé très développé qui pourrait avoir acquis secondairement le rôle d'assurer les échanges avec les parois de l'utérus.

4° Enfin l'adelphophagie qui se rencontre surtout chez les Prosobranches Sténoglosses. Les capsules ovigères contiennent un nombre parfois élevé d'œufs abortifs et quelques larves seulement qui, absorbant les premiers comme complément de nourriture, continuent leur développement jusqu'à l'état de jeunes avant de quitter l'enveloppe de l'oothèque.

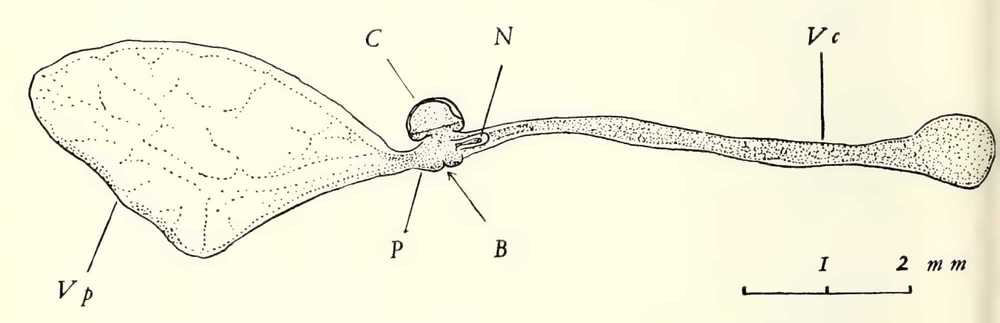
Dans un mémoire récent, PORTMANN (1955) a insisté sur l'aspect prétendu direct du développement des Prosobranches où il découvre une métamorphose « abritée ». Etudiant le développement de *Fusus*, il montre que le stomodéum fonctionne de façon précoce et absorbe le liquide albumineux qui vient s'accumuler dans un sac mésentérique provisoire formé de cellules vacuolaires. Radula et système nerveux sont retardés dans leur apparition par rapport aux véligères typiques. Outre le velum caractéristique, il apparaît donc d'autres formations purement larvaires qui résultent d'une adaptation aux conditions de vie et de nutrition de la larve abritée.

Chez les Pulmonés d'eau douce, Basommatophores, on peut observer aussi la mobilité des larves abritées grâce aux cils d'un velum peu développé, l'absorption de l'albumine qui s'accumule dans de grosses cellules encore visibles à l'éclosion et la présence des néphridies larvaires. BLOCH (1938) a constaté, en outre, le rejet, avant l'éclosion, de cellules nucales larvaires, chargées de concrétions et voit dans le développement des Basommatophores une « Cryptométabolie » (JEZIKOW).

Chez les Pulmonés Stylommatophores, terrestres, le liquide albumineux contenu dans les œufs à coquille souvent calcifiée, fournit l'élément aqueux et nutritif indispensable à l'embryon en milieu aérien. L'évolution est fortement modifiée et les homologies avec les stades larvaires typiques ne sont plus

frappantes. Par certains de ses caractères, le développement paraît condensé, par d'autres il fait preuve de plus d'originalité que celui des Basommatophores. On sait que, généralement, la tête se renfle en vésicule céphalique tandis que l'extrémité postérieure du pied forme une expansion pulsatile transitoire : la vésicule pédieuse. Il y a des néphridies larvaires plus complexes et l'albumine absorbée s'accumule aussi dans d'énormes cellules vacuolaires. La résorption de la vésicule céphalique chez *Arion rufus* entraîne une migration organogénétique qualifiée de véritable métamorphose par LAVIOLETTE (1954).

Nous avons observé avec Mme BLANCHARD (non publié), dans les œufs (mesurant environ 25 × 18 mm) d'*Achatina marginata* du Togo, obtenus dans les élevages du Laboratoire, que les premiers stades embryonnaires ont un aspect extraordinaire. La vésicule céphalique en forme de massue renflée à l'extrémité, atteint dix fois la longueur du corps de l'embryon.



Embryon d'*Achatina marginata* extrait d'un œuf fraîchement pondu. B : bouche; C : coquille coiffant la masse viscérale; N : néphridie larvaire; P : pied; Vc : vésicule céphalique; Vp : vésicule pédieuse.

Elle contient un diverticule digestif bourré d'albumine envacuolée dans les grandes cellules de ses parois. Quant à la vésicule pédieuse, elle forme une lame foliacée contractile, appliquée contre la paroi interne de la coquille et s'étend au point d'entourer la jeune achatine en développement. Ces formations transitoires, considérables par rapport à la masse de l'embryon au début, correspondent sans doute à ses besoins physiologiques dans le milieu clos où il se développe, et leur rejet ou leur régression, lors de l'éclosion du jeune, s'apparente, nous semble-t-il, à un processus de métamorphose (fig.).

Après avoir présenté ces différents aspects des métamorphoses dans le développement des Gastéropodes, je voudrais terminer par quelques considérations générales.

Dans les cas les plus typiques, les larves véligères mènent une vie pélagique permettant la dissémination d'espèces benthiques de Gastéropodes rampants et peu mobiles, parfois sédentaires, fixés ou parasites. La métamorphose paraît donc liée à un changement de mode de vie et, cependant, les Hétéropodes et les Ptéropodes restent pélagiques, mais ils recourent à d'autres organes de locomotion ou de nutrition que leurs larves. Dans les cas plus discrets de métamorphoses « abritées », le jeune vit d'emblée dans le même milieu que ses géniteurs, mais son développement s'est tout de même prolongé dans l'œuf dans des conditions spéciales qui nécessitent des organes et une physiologie transitoires.

Nous voyons intervenir des processus classiques : rejet ou résorption des formations larvaires (vélum, opercule, coquille), lyse et phagocytose de certaines parties, tandis que le développement des tissus ou organes définitifs continue ou s'active, d'où résultent des croissances différentielles. Il est intéressant de souligner que, dans ses belles recherches sur la Limnée à développement dit direct, Raven (1946) (1) distingue au point de vue cytologique, chez l'embryon, de grandes cellules « larvaires » fonctionnelles, contenant souvent des vacuoles d'albumine, du glycogène, mais ayant perdu la faculté de se diviser et pauvres en acides nucléiques avec un métabolisme surtout catabolique et des cellules « imaginales » petites, se divisant activement, riches en acides nucléiques et à métabolisme anabolique, qui formeront les tissus définitifs.

Au point de vue écologique, les données rassemblées par Thorson (1950) ont montré que les Gastéropodes polaires ont des gros œufs en petit nombre et pas de larves libres, et que le pourcentage des espèces à petits œufs et à larves pélagiques croît au fur et à mesure qu'on se rapproche des tropiques, leur fécondité compensant le taux effroyable de destruction des larves pendant leur vie planctonique, mais il n'y aurait pas, selon lui, de pécilogonie chez les Gastéropodes.

Enfin, au point de vue évolutionniste, il me semble que les métamorphoses des Hétéropodes et des Ptéropodes se rattachent au type progressiste dont nous a parlé Abeloos, tandis

---

(1) Voir aussi l'ouvrage tout récent de Raven, Morphogenesis : the analysis of moluscan development. *Pergamon Press*, 1958.

que celles des parasites aboutissent à des régressions d'autant plus poussées qu'elles débutent à un stade embryogénique plus précoce comme l'a remarqué Ivanov. Dans tous les cas, la présence de ces larves est un des plus beaux exemples de rattachement de formes aberrantes à une classe zoologique qui est très variée dans ses adaptations, mais dont l'homogénéité est attestée par l'embryologie.

AUTEURS CITÉS

Abeloos (M.). — Les métamorphoses. Collin, édit., Paris, 1956.

Ankel (W. E.). — Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. *Zool. Anz. Supplementbd.* 11, 1938, 223-295.

Bloch (S.). — Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten. *Rev. Suisse Zool.*, 1938, **45**, 157-218.

Bonnevie (K.). — *Enteroxenos östergreni* ein neuer, in Holothurien schmarotzender Gastropode. *Zool. Jahrbucher*, 1902, **15**, 731-792.

Dodd (J. M.). — Artificial fertilisation, larval development and metamorphosis in *Patella coerulea* L. *Pubblic. Stne. Zool. Napoli*, 1957, **29**, 172-186.

Eales (N. B.). — Secondary symmetry in Gastropods. *Proc. Malacol. Soc. London*, 1950, **28**, 185-196.

Franc (A.). — Véligères et Mollusques Gastéropodes des baies d'Alger et de Banyuls. *Journ. Conchyliol.*, 1948, **88**, 13-35.

Franc (A.). — Notes histologiques sur la métamorphose de *Firoloida desmaresti* Lesueur, Mollusques hétéropodes. *Bull. Soc. Zool. France*, 1949, **74**, 141-146.

Heding (S. G.) & Mandahl-Barth (G.). — Investigations on the anatomy and systematic position of the parasitic snail *Entocolax* Voigt. *Medd. Groenland*, 1938, **108**, 5, 1-40.

Hubendick (B.). — *Veloplacenta* a new genus of prosobranchiate Mollusca. *Ark. Zool.*, 1952, **3**, 179-184.

Ivanov (A. V.). — Structure et développement du Gastropode endoparasite *Parenteroxenos dogieli* A. Ivanov. *Izvest. Akad. Nauk. S. S. S. R. Biol.*, 1949, **2**, 109-134.

Laviolette (P.). — Etude cytologique et expérimentale de la régénération après castration chez *Arion rufus* L. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 1954, 11e sér., **16**, 427-535.

Orton (J. H.). — The mode of feeding of Crepidula. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, 1912, **9**, 444-478.

Portmann (A.). — La métamorphose « abritée » de *Fusus*. *Rev. Suisse Zool.*, 1955, **62**, 236-252.

Raven (C. P.). — The development of the egg of *Limnaea stagnalis* L. *Arch. Neerl. Zool.*, 1946, **7**, 353-434.

Schwanwitsch (B. N.). — On the metamorphosis of the female of the parasitic Gastropod *Entocolax*. *C. R. Acad. Sci., U. R. S. S.*, 1946, **54**, 93-96.

Thorson (G.). — Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Reviews*, 1950, **25**, 1-45.

Werner (B.). — Ausbildungstufen der Filtrationsmechanismen bei filtrierenden Prosobranchiern. *Zool. Anz. Supplbd.*, 17, 1953, 529-546.

Werner (B.). — Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers und des Veliconcha von *Crepidula fornicata* L. *Helgoländer Wiss. Meeres*, 1955, **5**, 169-217.

Yonge (C. M.). — Evolution of ciliary feeding in the Prosobranchia. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, 1938, **22**, 453-468.
Yonge (C. M.). — The pallial organs in the Aspidobranchs Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* B., 1947, **22**, 443-518.

Discussion

M. Abeloos. — Un développement peut être direct du point de vue écologique sans l'être du point de vue morphogénétique. Ces faits indiquent une certaine indépendance dans les mécanismes de l'évolution entre les facteurs de variation morphogénétique et les facteurs de sélection écologique.

M. de Larambergue. — Il semble, en effet, qu'il s'agisse, dans les « métamorphoses abritées » au sens de Portmann, ou chez les Pulmonés, d'une forme d'adaptation aux conditions de vie dans l'œuf ou dans l'oothèque, limitée à la période embryonnaire, mais qui peut entraîner la formation de véritables « annexes » (que l'on pourrait comparer à celles qui apparaissent chez les Amniotes par exemple, par rapport aux Anamniotes) en liaison avec les conditions écologiques nouvelles résultant de la ponte en milieu aérien.

A ce point de vue, morphogenèse et écologie sont peut-être liées.

BIOCHIMIE DE LA MÉTAMORPHOSE ET ROLE DU COMPLEXE RÉTROCÉRÉBRAL CHEZ LES INSECTES

Par Colette L'HÉLIAS

L'étude biochimique de la métamorphose des Insectes a suscité de nombreux travaux parce qu'il s'agit d'un milieu clos sans rapport avec l'extérieur.

On peut distinguer deux périodes dans cette étude :

— Une première, de 1927 à 1950, pendant laquelle sont pratiqués, purement et simplement, des examens du métabolisme;

— Puis, une deuxième période, commençant à partir de 1945 avec le travail de Pfeiffer, durant laquelle apparaissent des tentatives pour préciser l'action des organes endocrines sur le métabolisme. Nous voyons alors les premières données qui permettront d'établir le mécanisme intime de l'action des facteurs hormonaux chez les Insectes.

Première phase.

De l'ensemble des travaux de cette période (Heller, Drilhon, Florkin, Needham), on peut déduire les grandes lignes du phénomène chimique :

1° Il y a une perte prononcée de poids.

2° La consommation d'oxygène tombe à un niveau très bas au début de la nymphose, puis se relève fortement avant l'éclosion de l'imago, décrivant une courbe en U très caractéristique.

3° On constate une utilisation marquée du glycogène et des lipides stockés durant la vie larvaire comme matériel de réserve.

4° On n'observe pas de destruction protéique mais une accumulation d'acide urique jusqu'à l'éclosion.

5° Le quotient respiratoire est faible, indiquant une combustion où les lipides doivent être prépondérants.

6° Le processus histolytique peut être accompagné par une acidose.

Des analyses plus récentes (EVANS, 1952, sur *Lucilia sericata,* PATTON, HICHCOCK et HAUB, 1941, sur *Phormia regina,* MELAMPY, 1940, sur *Apis mellifica,* YONEZAWA, 1935, sur *Bombyx mori,* BUSNEL, 1937, sur *Leptinotarsa)* confirment ces travaux.

Cependant, les faibles modifications enregistrées dans le dosage des protéines ne permettent pas de déduire que le métabolisme protidique est supprimé. C'est, en effet, pendant cette période qu'apparaissent les processus les plus spectaculaires, filage du cocon, destruction des tissus larvaires et développement des disques imaginaux. L'absence de changements dans le dosage global prouve qu'il s'agit surtout de grands remaniements de protéines et leur efficacité constructive est telle qu'il y a peu de substances de déchets formés : simplement un peu d'acide urique.

L'événement métabolique le plus marquant de la métamorphose est la courbe en U suivie par la *consommation d'oxygène.* Pendant le développement pupal (WOLSKY sur *Drosophila,* 1938, et LUDWIG sur *Popilia,* 1953), la respiration est fortement sensible à l'oxyde de carbone et au cyanure, mais la courbe garde la même allure. Les enzymes respiratoires jouent un rôle central dans ces phénomènes comme DEWITZ l'avait déjà montré, en 1905, grâce à son étude des oxydases actives au moment de la pupaison. Cette consommation d'oxygène est parallèle à la quantité ou à l'activité du système de WARBURG-KEILIN. Une partie de ce système se détruirait d'abord, sans doute durant l'histolyse et se reconstruirait durant la deuxième phase de la métamorphose (WOLSKY, 1938, SACKTOR, 1951, BODENSTEIN, 1952). Les déshydrogénases suivent la même courbe et se localisent surtout dans les muscles (AGRELL, 1949).

Des pupes de Drosophiles, confinées dans un mélange oxyde de carbone + air, ne peuvent se développer sauf si elles sont ensuite exposées à la lumière qui permet la rupture du complexe oxyde de carbone — enzyme respiratoire (WOLSKY, 1937, ALLEN, 1940). Cette analyse des relations cytochromes-croissances a été poussée beaucoup plus loin par C. M. WILLIAMS et ses collaborateurs, sur la pupe de *Platysamia cecropia.* Le système est fortement actif pendant la croissance larvaire car celle-ci se trouve bloquée par le cyanure et les autres poisons respiratoires. Ces derniers sont sans effet sur la pupe en diapause qui, elle, supporte remarquablement le cyanure de potassium, la toxine diphtérienne à fortes doses

(Pappenheimer et Williams, 1952). L'imidazol et ses dérivés qui forment avec l'haeme un haemochrome stable et rendent l'haematine incapable de synthétiser les cytochromes, permettent une survie de la larve très prolongée mais empêchent le développement adulte (Williams, 1951). Pendant la diapause, seule existe une respiration résiduelle et l'ensemble du système cytochrome n'est pas nécessaire. Le cytochrome C est absent; sa synthèse est liée à la reprise de la croissance (Shappiro et Williams, 1952).

Il faut noter que la production de chaleur suit la même courbe en U que la respiration (Balzam, 1953, Taylor et Crescitelli, 1937).

Un autre domaine, celui des *ions minéraux*, a été également étudié. L'hémolymphe pupale de *Bombyx mori* contient énormément plus de magnésium, de potassium et de calcium que le sérum humain et proportionnellement moins de sodium. Cependant, une étude, avant et après filage du cocon, révèle qu'une grande partie du Mg sert à la construction de celui-ci; cette perte est compensée par une élévation du K (Bialaszewicz et Landau, 1938).

Le métabolisme du phosphore se caractérise chez *Deilephia euphorbiae* par la diminution dans la pupe de l'adénylpyrophosphate alors que l'arginine phosphate n'est pas très différent de celui de l'adulte, signe de désintégration musculaire (Heller, 1936).

Dans une autre direction, l'étude du *milieu intérieur* a fourni d'intéressants renseignements : chez le Bombyx du Mûrier, le Sphynx et la Teigne des ruches (Florkin, Heller, Crescitelli et Taylor), on constate une diminution du volume pendant la métamorphose ainsi qu'une diminution du poids sec, de l'azote total et de l'azote des protéines. L'azote non protéinique reste constant (N aminé et acide urique). Le glucose de l'haemolymphe s'élèverait d'abord au moment du filage du cocon et retomberait. Ce maximum glucidique implique que la dégradation du glycogène se fait plus rapidement que la formation de la soie ou l'oxydation du glucose.

La concentration du plasma en acides aminés est très étudiée depuis 1949 (Finlayson et Hamer, Drilhon, 1950). Déjà, en 1942, Florkin et Duchateau trouvaient par colorimétrie 30 mg d'histidine et 117,16 mg de tyrosine pour 100 cm^3. Le taux élevé de l'aminoacidémie est une caractéristique des Insectes. Les valeurs sont toujours beaucoup plus importantes que chez les Vertébrés et les autres Invertébrés. Florkin et

Duchateau, grâce aux méthodes microbiologiques qu'ils ont mises au point, ont pu déterminer que les particularités quantitatives du pool des acides aminés se retrouvaient dans une même espèce pendant sa croissance larvaire. Au cours de la métamorphose chez *Bombyx mori,* l'acide aspartique diminue pendant le filage du cocon. L'acide glutamique, au contraire, s'accroît dès la mue nymphale. Cette teneur élevée des acides aminés des milieux intérieurs d'Insectes est sans doute en relation avec la métamorphose.

Deuxième période.

La détermination du mécanisme biochimique de la métamorphose et de son contrôle endocrinien débute vers 1945. C'est la période où des travaux physiologiques importants ont déjà permis d'établir un schéma précis de l'action des organes endocrines sur la métamorphose.

Les premiers résultats, fragmentaires, portent sur l'action des *corpora allata*. Pfeiffer, en 1945, montre qu'ils agissent sur la production des œufs en contrôlant la mobilisation ou la synthèse des matériaux nécessaires à la croissance ovulaire. C'est ainsi qu'au début de la vie adulte, au moment où les *c. allata* recouvrent leur activité, les matériaux non adipeux sont transférés aux parois sécrétrices de l'oviducte et à l'œuf pour former le vitellus. Si la femelle est castrée, les produits s'accumulent dans le sang et conduisent à une rétention d'eau et à une forte augmentation du volume du sang qui distend l'abdomen. Si les *c. allata* sont enlevés précocement, cette mobilisation et cette synthèse des protéines n'ont pas lieu et se trouvent remplacées par une hypertrophie du corps gras. Bodenstein (1953) obtint des résultats analogues chez *Periplaneta americana*. Il montra également que l'ablation des *corpora cardiaca* fait apparaître des modifications histochimiques dans les tissus, les urates disparaissant notamment des cellules adipeuses.

Des changements similaires sont observés sur coupes chez *Calliphora erythrocephala* dont les cellules neurosécrétrices cérébrales ont été enlevées. Le corps gras se bourre de glycogène et le vitellus ne se développe pas (Thomsen, 1953). Finalement, l'action des *c. allata* sur le métabolisme a une résonance sur la consommation d'oxygène. L'allatectomie chez *Calliphora* femelle provoque une diminution de 24 p. 100 de cette consommation. En revanche, l'implantation de trois *c. allata* à une femelle normale amène une augmentation de

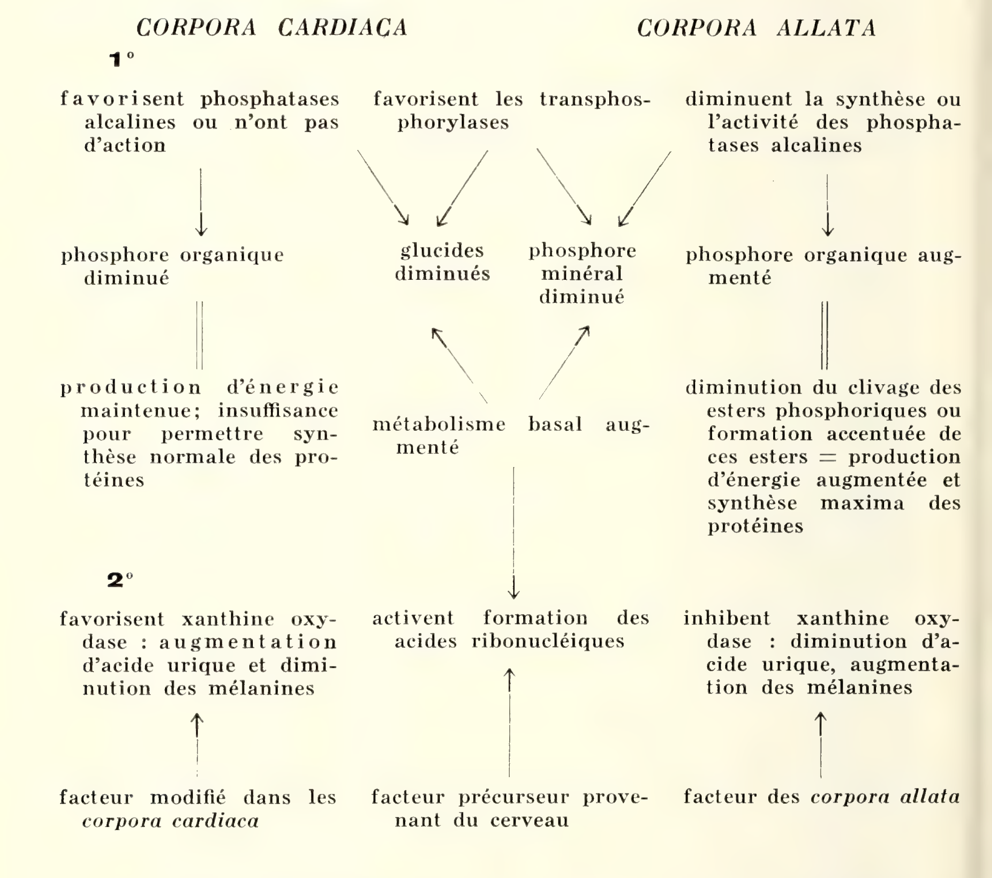
19 p. 100 de cette consommation d'oxygène. L'action du cerveau interfère ici avec celle des *c. a.*

D'un autre côté, Wigglesworth (1943) s'apercevait, en étudiant la nutrition de *Rhodnius,* qu'une petite quantité de sang est absorbée sans être digérée passe directement dans l'hémolymphe et se dépose presque sans modifications dans le vitellus de l'œuf en développement, ce qui lui suggère que les protéines normales du vitellus peuvent être synthétisées ailleurs et transférées ensuite par les cellules folliculaires. Williams et Telfer (1952), utilisant des méthodes immunologiques et l'électrophorèse, isolaient 7 protéines libres dans le sang des pupes femelles de *Platysamia cecropia* et 6 chez les mâles. L'antigène 7 de la femelle est 10 fois plus concentré dans l'œuf que dans le sang avant la formation de l'œuf. Au contraire, sa concentration dans le sang s'élève anormalement chez des femelles castrées. D'après les derniers travaux, il semble que les c. a. ou d'autres parties du complexe endocrine puissent avoir un rôle dans la synthèse de cette protéine. Les résultats fragmentaires précédents indiquaient nettement une action des c. a. sur le métabolisme, mais ne permettaient pas, cependant, de déduire les processus chimiques de ces manifestations physiologiques. Aussi, ai-je essayé d'éclaircir ce problème par des ablations totales ou fractionnées du complexe rétrocérébral. Les modifications survenues dans le métabolisme m'ont permis d'établir le processus d'action de ce complexe. J'ai pratiqué les ablations au quatrième stade chez *Carausius morosus*. L'ablation des *c. cardiaca* n'entraîne pas de modifications dans la croissance. L'ablation des *c. allata* ne permet qu'une mue de passage à l'état adulte. Aussi, l'animal n'atteint pas le tiers du poids et de la taille de l'adulte normal. Dans le domaine de la pigmentation, les changements sont apparents après les deux interventions. Le sujet allectomisé prend une teinte cuivrée, le sujet cardiacotomisé prend une teinte argentée, à mouchetures fines. Un examen détaillé des différents métabolismes, pendant le ou les intermues qui conduisent l'animal à l'état adulte après ces interventions, m'a permis d'établir le schéma suivant :

1° Un facteur photosensible est élaboré dans le cerveau et passe dans les *corpora cardiaca* par la voie nerveuse.

2° Dans les *c. cardiaca,* ce facteur agit par lui-même ou, plus vraisemblablement, se modifie partiellement pour constituer un premier facteur qui agit sur les sucres et les acides ribonucléiques. Cette action sur le métabolisme purique

explique le rôle des *c. cardiaca* dans la pigmentation : c'est, en effet, sur la xanthine-oxydase que jouent ces organes et celle-ci est identique à la xanthoptérine-oxydase qui transforme les ptérines, les troubles provoqués chez celles-ci se répercutent sur les mélanines qui s'accumulent et donnent une livrée gris argent à mouchetures noires au Phasme, lors de l'ablation des *c. cardiaca*.



3° Une partie de ce précurseur, du cerveau s'achemine jusqu'aux *c. allata* et donne le deuxième facteur. Celui-ci agit sur les sucres en C_6 et libère surtout l'énergie des liaisons phosphorées des esters glucidiques. L'énergie dégagée dans les réactions suffit pour provoquer la synthèse des protéines et explique le rôle des *c. allata* dans la croissance du Phasme.

4° Sur la pigmentation, les *c. allata* ont une action opposée

à celle des *c. cardiaca*. Ces derniers provoquaient une augmentation de l'acide urique; ceux-là, inversement, libèrent des quantités moindres de celui-ci; les ptérines sont oxydées et les mélanines qui leur sont étroitement associées, augmentent. Aussi, l'ablation fait-elle apparaître une teinte cuivrée.

Ces organes ont donc une action parfaitement symétrique sur le métabolisme. Les différents facteurs qui agissent sur la croissance, le métabolisme et la genèse des pigments ont, en réalité, un squelette commun et subissent au cours de leur trajet : zones neurosécrétrices du cerveau, *corpora cardiaca* et *allata,* les modifications qui aboutissent finalement à des dérivés voisins exerçant le rôle d'antimétabolites, l'un activant la glande de mue, accélérant la division cellulaire, sécrétés par les *corpora cardiaca,* l'autre par les *corpora allata,* frénateur de la division cellulaire et par conséquent permettant aux cellules de pousser au maximum la synthèse des produits complexes permettant aux tissus d'accroître et de différencier leurs structures.

Cette liaison des phénomènes de croissance et de pigmentation que nous avons soulignée plus haut m'avait amenée à penser que ces facteurs avaient une parenté avec les pigments. Or, les ptérines sont particulièrement intéressantes à ce point de vue. Toute une série de facteurs de croissance ont pour squelette chimique un noyau ptéroïde. Déjà, des études sur la nutrition des Insectes avaient mis en évidence que l'acide folique était indispensable à la croissance des Insectes. Avec un régime carencé, les larves ne se métamorphosent pas. Aussi, ai-je déduit que les acides ptéroylglutamiques avaient un rôle privilégié dans la croissance et que les changements de couleurs pouvaient être la résultante d'échanges métaboliques entre les facteurs de croissance et les pigments et j'ai cherché à les mettre en évidence dans le complexe rétrocérébral.

D'une part, des examens au microscope à fluorescences me permirent de localiser les ptérines dans la *pars intercerebralis,* les *cardiaca* et les *c. allata*. Après irradiation aux U. V., la fluorescence bleue se généralise au dehors des grains de sécrétion par libération du noyau pyrimido-pyrazinique des substances contenues dans le cerveau.

D'un autre côté, des extractions par électrophorèse et chromatographie me permirent d'isoler des substances à fluorescence bleue ou violette qui s'identifiaient à la xanthoptérine et à l'isoxanthoptérine. Mais elles pouvaient exister dans le

cerveau et ne pas avoir d'action sur le métabolisme. Je vérifiais donc leur activité. Des injections d'acide folique ramenèrent à sa durée normale l'intermue de l'allatectomisé qui est si long; elles favorisent donc la maturation adulte. De plus, la cuticule de l'animal qui avait subi l'ablation des *allata* prend une coloration brun orangé. La cuticule de l'animal cardiacotomisé, par contre, devient d'un noir intense.

Ces substances agissent indiscutablement sur la croissance et la pigmentation mais par quel mécanisme peut-on expliquer cette influence ?

1° On peut suggérer les processus suivants : il y aurait apparition dans le cerveau d'un facteur de croissance analogue à l'acide folique, de forme polypeptique ou nucléotidique, et transformation probable dans les *c. cardiaca* en acide folinique (ou un équivalent) qui stimulerait la glande de différenciation et de métamorphose; en même temps, dans le cerveau et les lobes optiques, il y aurait dégradation partielle, dans la zone tritocérébrale, de l'acide folique en acide ptéridine carboxilique et en xanthoptérine, substances photosensibles et photoréceptrices qui seraient les relais nécessaires à la formation des hormones chromatotropes.

Dans les *c. allata,* le précurseur du cerveau se transformerait en un dérivé voisin de l'acide folique qui jouerait le rôle d'antimétabolite, régularisant ainsi la division des cellules et leur permettant de s'accroître et de spécialiser leur structure. La disparition de ce facteur régulateur et l'apport de ptérines en excès doivent entraîner des proliférations désordonnées et même aboutir à des tumeurs.

J'ai donc pratiqué des injections d'acide folique sur des chrysalides de *Pieris brassicae* venant de se nymphoser au mois de septembre, donc à l'état de diapause hivernale, où la sécrétion des *corpora allata* est stoppée et la glande prothoracique inactive.

Les animaux meurent effectivement deux ou trois mois après l'injection et présentent des localisations tumorales, notamment le long de l'aorte où l'on trouve dans la paroi qui se replie et s'épaissit des amas de leucocytes qui paraissent dégénérés, anormaux, et des proliférations des cellules péricardiales dont le cytoplasme bourgeonne et devient un syncytium géant, bourré de pigments bruns. Dans l'abdomen se développent des mélanomes qui paraissent prendre naissance dans le corps gras.

L'apparition de ces proliférations anormales pendant le

NOYAU PYRIMIDO-PIRAZINIQUE

CH N
N
N N

→ facteurs de croissance, antimétabolites

Acide ptéridine carboxylique.

OH
C N
N C — COOH
NH_2 — C
N

↓

Xanthoptérine.

O
C N
HN C — OH
NH = C
NH N

Isoxanthoptérine

OH
C N
N
NH_2 — C C — OH
N N

Acide folique.

OH
C N
N C — CH_2 — NH — C C — CO — NH — CH — COOH
NH_2 — C CH_2
N N CH_2 — COOH

Acide folinique.

OH
C N
N C — CH_2 — N — C C — CO — NH — CH — COOH
NH_2 — C CHO CH_2
N N CH_2 — COOH

substances photoréceptrices

repos hivernal suggère que les ptérines jouent un rôle de première importance dans le déclenchement et le contrôle de la division cellulaire.

2° D'autre part, la présence des ptérines dans le complexe rétrocérébral, les modifications qu'elles entraînent dans le métabolisme montrent qu'elles sont liées aux neurosécrétions du complexe rétrocérébral, donc au contrôle hormonal de la croissance. Ces facteurs dérivant les uns des autres exercent une activité d'antimétabolites et leur compétition maintient l'équilibre organique de l'animal qui permet à celui-ci de mener à bien sa croissance. Lorsque l'équilibre est rompu par la suppression de l'un des facteurs et l'apparition d'un excès de facteurs voisins, on passe du processus normal de division cellulaire à une prolifération anarchique des tissus.

3° Substances photosensibles, ces ptérines permettent d'expliquer le rythme biologique des Insectes; l'un des facteurs se formant à l'obscurité, et l'autre apparaissant à ses dépens en pleine lumière, des modifications de la durée de l'éclairement ou de son intensité feront varier le rapport des hormones juvéniles et de métamorphose. L'intervention de facteurs extérieurs trop violents, en déplaçant l'équilibre de ces ptérines, peut provoquer les proliférations pathologiques de certains tissus. Il est difficile de préciser le processus chimique de l'action de ces ptérines : intermédiaires photorécepteurs permettant la biosynthèse des hormones cérébrales ou co-hormones agissant dans un complexe protéique ou nucléotidique spécifique de chaque hormone.

Bien des questions se posent encore au sujet des différences de rythmes biologiques des Insectes qui pourraient être résolues par une étude du métabolisme lié en même temps à un travail expérimental.

Il faudrait obtenir des quantités suffisantes de ces hormones pour en faire l'analyse complète. Karlson, en 1954, est parvenu à cristalliser une substance qui provoquait la pupaison chez des larves de *Calliphora* ligaturées. Il est possible que ce soit l'hormone de différenciation bien qu'il s'agisse d'un corps ternaire, dépourvu d'azote.

BIBLIOGRAPHIE

Agrell, 1949. — *Act. Phys. Scan.*, **23**, 179.
Allen, 1940. — *J. Cell. Comp. Phys.*, **16**, 149.
Balzam, 1933. — *Arch. Int. Phys.*, **37**, 317.
Bialaszewicz & Landau, 1938. — Act. Biol. Exp., **12**, 307.
Busnel, 1937. — *C. R. Ac. Sc.*, **205**, 1.177.

DEWITZ, 1905. — *Arch. An. Phys.*, **25**, 389.
DRILHON, 1935. — *C. R. Soc. Biol.*, **118**, 131.
EVANS, 1932. — *J. Exp. Biol.*, **9**, 311.
FLORKIN, 1937. — *M. Ac. R. Belg.*, **1**, n° 3.
HELLER, 1936. — *C. R. S. B.*, **121**, 414.
LUDWIG, 1953. — *J. G. P.*, **36**, 751.
MELAMPY, 1940. — *Proc. Soc. Exp. Biol.*, **45**, 754.
NEEDHAM (D. M.), 1931. — Chemical embryology. 1.685.
PATTON, HICHCOCK & HAUB, 1941. — *Ann. Ent. Soc. Am.*, **34**, 26.
WOLSKY, 1937. — *Nature*, **138**, 1.069.
WOLSKY, 1938. — *J. Exp. Biol.*, **15**, 225.
YONEZAWA, 1935. — *Bull. Sc. F. T. Kiushu*, **6**, 126.

Pour bibliographie complète, voir :

L'HÉLIAS, 1956. — *Ann. Biol.*, **32**, 203.
L'HÉLIAS. — *Bull. Biol. F. B.*, suppl., sous presse.

Discussion

M. BOUNHIOL. — Les conceptions de Mlle L'HÉLIAS nous paraissent particulièrement séduisantes; sans connaître leur base physicochimique, nous avons mis en train depuis deux ans des expériences pour éprouver le rôle de la lumière dans le cycle biologique des Insectes. Un fait attire l'attention : la plupart des Insectes sont nocturnes ou vivent à l'écart de la lumière pendant leur vie larvaire, tandis qu'ils la recherchent souvent à l'état d'imago.

Pourrais-je savoir : 1° Si les tumeurs obtenues par injection d'acide folique, lorsque les c. a. ont une activité réduite, sont du même type que celles obtenues par PFLUGFELDER (1938) sur le même animal par ablation des c. a. et qui étaient, sauf erreur, surtout des rhabdomyomes et des sarcomes.

2° Si les noyaux énormes observés dans les tumeurs par acide folique ne sont pas fortement endopolyploïdes, signe d'exacerbation d'un caractère fréquent des tissus larvaires chez les Insectes.

Mlle L'HÉLIAS. — Les tumeurs, dont la surcharge en acide folique paraît avoir provoqué la formation, sont au contraire du type épithélial, leucocytaire et adipeux.

L'étude détaillée des noyaux n'a pas été faite encore, mais l'examen sommaire montre d'abord dans les cellules péricardiales, l'apparition de nombreux noyaux se divisant en chaîne. On observe ensuite la fusion; il ne s'agirait donc pas d'endopolyploïdie.

LA MÉTAMORPHOSE EXPÉRIMENTALE DES BATRACIENS, TEST DE CHOIX POUR LES DÉRIVÉS DE L'HORMONE THYROÏDIENNE

Par Paul C. J. Roth

Il y a déjà quarante-cinq ans que Gudernatsch découvrait l'action métamorphogène de l'hormone thyroïdienne sur les têtards de Grenouille. En ce temps-là, il fallait expérimenter avec la glande fraîche ou desséchée et réduite en poudre, des broyats ou des extraits fabriqués au laboratoire. On ne pouvait donc parler de tests, les substances employées excluant toute précision rigoureuse dans les résultats obtenus.

Il fallut attendre, heureusement pas trop longtemps, que la thyroxine analytique de Kendall, en 1919, puis la thyroxine synthétique de Harington et Barger, en 1927, apportassent aux chercheurs une substance chimique définie qui, sans leur apporter, sinon des vérités absolues, eu égard aux approximations résultant des différences physiologiques, même entre individus d'une ponte homogène, du moins des résultats scientifiquement acceptables. Rappelons que N. Pende qualifia ce test « d'exquisément spécifique ».

Depuis ces temps héroïques, les biochimistes ne cessèrent de travailler sur cette hormone, de la forcer dans ses dernières forteresses moléculaires et finirent par isoler, puis identifier et, enfin, synthétiser de nombreux dérivés de la première hormone isolée, c'est-à-dire de la thyroxine, dont ils suivirent d'abord la formation dans les vésicules thyroïdiennes, puis tentèrent ensuite de suivre cette hormone ou ses dérivés dans les économies animales et humaines pour tâcher de savoir sous quelle forme ils agissaient sur les organes récepteurs de ces économies.

Ce fut d'abord un des pères de la thyroxine synthétique, Harington qui, avec Randall, isola la *diiodotyrosine*. Un peu plus tard, Roche et ses collaborateurs isolèrent la *monoiodotyrosine*, puis simultanément Gross et Pitt-Rivers, à Londres, et Roche et ses collaborateurs, à Paris, isolèrent puis synthétisèrent la *triiodo-thyronine* qui, quoi que ne possédant que

3 atomes d'iode, était 3 à 5 fois plus active que la thyroxine qui en possède 4.

Depuis ces mémorables découvertes, d'autres dérivés, tantôt plus faibles, tantôt plus violents, furent également isolés, puis synthétisés, tels la *tétraiododésaminothyronine,* l'acide *tétraiodothyrobutyrique* de Kharasch et ses collaborateurs et les *acides tétra et triiodothyroacétiques* de Pitt-Rivers.

Ayant été amené, après d'autres, à nous occuper du pouvoir métamorphogène de la thyroxine sur la métamorphose des Batraciens, nous avons continué d'expérimenter, sur ce matériel, quelques-uns des dérivés récemment découverts et synthétisés par les biochimistes qui voulurent bien nous confier quelques milligrammes du produit de leurs découvertes, ce dont nous leur sommes infiniment reconnaissant : c'est-à-dire de la *diiodotyrosine* (DITH), de la *triiodothyronine* (TRITH), de la *tétraiododésaminothyronine* (TIATH), de l'acide *tétraiodothyrobutyrique* (TÉTRAB) et des *acides tétra et triiodothyroacétiques* (TÉTRAC et TRIAC).

Nous avons testé ces différents dérivés sur les larves d'une même espèce de Batraciens : *Rana temporaria* L., ce qui nous a permis, entre autres avantages, de pouvoir comparer entre eux les effets de ces substances et de les référer à ceux de la thyroxine racémique *(D. L. Thyroxine ou TX)* prise comme étalon.

La thyroxine (TX). — C'est de l'acide D-L-α-amino-β-3,5 diiodo-4 (3'5 diiodo-4'-oxy-phénoxy) propionique, il possède 4 atomes d'iode et sa teneur en ce métalloïde est de 65,36 %. En soumettant des têtards de *Rana temporaria* L. à des bains *continus* de thyroxine diluée, on déclenche aux deux premiers stades du développement, et on accélère aux trois stades suivants, leur métamorphose à des doses « homéopathiques ».

Le seuil d'action de la thyroxine se situe vers 1/250.000.000 correspondant à une dose de 2,6 microgrammes pour 1.000 cm^3. On accélère la métamorphose de dix à trente jours avec une dose de 1/100.000.000 (6,5 mcg p. 1.000). A partir de la dose de 1/10.000.000 (65 mcg p. 1.000) on obtient des accélérations de l'ordre de vingt à quarante jours, et avec des doses de 5 et 1 millionièmes (325 et 650 mcg p. 1.000), on peut obtenir la métamorphose en cinq à sept jours, avec une accélération de quarante-cinq jours et plus mais, avec

ces doses, les animaux sont monstrueux et inviables. Pour une dose équivalente, l'écart entre la métamorphose naturelle et la métamorphose provoquée diminue en fonction de l'état du développement des têtards au moment de l'expérience. Au stade de la pré-métamorphose, l'action de la thyroxine est nulle, l'animal étant alors sous l'influence de sa propre hormone qui neutralise l'hormone importée.

La diiodotyrosine (DITH). — Comme son nom l'indique, cette substance ne possède que 2 atomes d'iode. Si on admet que le seuil d'efficacité de la thyroxine se situe aux environs de 1/250.000.000 et celui de sa toxicité à 1/10.000.000 (10^{-7}), le seuil d'efficacité de la DITH se trouve à 10^{-7} et sa toxicité au 1/1.000. Il faudrait donc donner des doses de DITH 500 et même 1.000 fois plus élevées pour obtenir des effets analogues à ceux produits par la TX.

La triiodothyronine (TRITH). — Comparée à la TX elle accélère la métamorphose des têtards 3 à 5 fois plus vite que cette hormone; par exemple à la dose de 50 millionièmes, la TX ne déterminera pas la métamorphose de têtards pris au troisième stade de leur développement avant celle des témoins (soixante jours), alors qu'avec une dose similaire de TRITH, les animaux se métamorphoseront en dix à dix-sept jours.

Le seuil d'action de la TRITH se situe aux environs de 40 milliardièmes et celui de la toxicité vers 1/200.000.000, alors que pour la TX nous rappelons que le seuil est à 1/250.000.000 et la toxicité à 1/10.000.000, ce qui donne pour la TRITH un seuil d'action 8 fois et un seuil de toxicité 20 fois plus bas que ceux de la TX.

La tétraiododésaminothyronine (TIATH). — Ce dérivé possède, d'après les auteurs qui l'isolèrent, un pouvoir 130 fois plus actif que la thyroxine sur la métamorphose de *Rana catesbiana* (Grenouille taureau) et 15 fois plus que celui de la TRITH en prenant, comme critère, la vitesse de résorption de la queue de leurs animaux plongés, pendant quarante-huit heures, dans plusieurs dilutions de ce composé, à la température de + 30° C.

Nous avons repris la question en utilisant des têtards de *Rana temporaria* maintenus constamment dans l'eau additionnée de TIATH à la température plus biologique de 20° C.

Pour avoir des résultats égaux à ceux déterminés par la

TIATH, il nous fallut donner une dose de TX de 10^{-7} et une dose de TRITH de 10^{-8}, alors que les doses de TIATH étaient de 10^{-10} à 10^{-11}, ce qui veut dire que ce composé est 1.000 fois plus actif que la TX et 100 fois plus que la TRITH. Le seuil d'action de la TIATH se situe au-delà de 10^{-12}, alors que celui de la TX, nous le répétons encore, se trouve vers 1/250.000.000.

L'acide tétraiodothyrobutyrique (TÉTRAB). — Ce dérivé nous fut envoyé l'an dernier par M. le professeur Kharasch qui l'isola, est très actif mais, cependant, moins que la TIATH, son seuil d'action se trouvant vers 10^{-11} et sa toxicité à 10^{-8}. C'est, comme la TIATH, un composé tétraiodé.

Les acides tétra et triiodothyroacétiques (TÉTRAC et TRIAC). — Ces composés nous furent envoyés par Mme O. Thibault, qui les étudia et qui les considère comme étant la forme active de l'hormone thyroïdienne sur les récepteurs périphériques. Comme la TRITH triiodée est plus efficace que la TX tétraiodée, l'acide triiodé TRIAC est, lui aussi, plus actif que son homologue tétraiodé TÉTRAC, le seuil d'action du premier se situant près de celui de la TIATH (5×10^{-11}) et sa toxicité à 10^{-8}, alors que le seuil d'action du second se trouve vers 10^{-9} et sa toxicité aux environs de 10^{-7}.

Comparaisons. — On voit que l'on peut, en utilisant toujours la même espèce de Batraciens, à des stades de développement semblables, établir une échelle biologique de l'action des différents composés isolés de l'hormone thyroïdienne. En prenant la thyroxine racémique comme étalon et en chiffrant son activité à 100 %, on peut chiffrer celle :

de la diiodotyrosine	à	0,1 %
de l'acide TÉTRAC	à	200 %
celle de la TRITH	à	500 %
celle de l'acide TÉTRAB	à	10.000 %
celle de l'acide TRIAC	à	12.000 %
celle de la TIATH	à	13.000 %

Roche et ses collaborateurs ont testé, de leur côté, un dérivé triiodopropionique dont ils évaluent le pouvoir métamorphogène à 29.000 %, c'est-à-dire à 290 fois celui de la thyroxine, sur les têtards de la Grenouille verte *(Rana esculenta)*. N'ayant pas eu l'occasion d'essayer ce dérivé sur les

larves de *Rana temporaria*, nous nous contentons de signaler ce résultat.

Nous voulons en terminant faire remarquer que ces dérivés, sauf la TX et la TRITH, ne font pas partie de l'arsenal thérapeutique de l'insuffisance thyroïdienne (myxœdème), et il nous faut encore ajouter que si la TRITH possède un pouvoir 5 fois plus puissant que la thyroxine, l'action de cette dernière substance est beaucoup plus prolongée, aussi est-ce à la thyroxine que les médecins demandent, le plus souvent, de pallier les effets de cette insuffisance glandulaire.

Nous conclurons en disant qu'il est peu de tests biologiques qui puissent surpasser celui de la métamorphose expérimentale des Batraciens pour l'évaluation des nombreux dérivés que les biochimistes ont tiré de l'hormone thyroïdienne et que les Batraciens, dont Claude Bernard disait que la médecine expérimentale ne pouvait se passer de leur concours, occupent encore une place honorable parmi les espèces constituant le matériel expérimental utilisé par la biologie moderne.

Bibliographie

Bernard (Claude). — Introduction à l'étude de la médecine expérimentale. J. Gibert, édit., Paris.

Bruice (T. C.), Winzler (R. J.) & Kharasch (N.). — *J. Biol. Chem.*, 1954, **210**, 1.

Gross (J.), Pitt-Rivers (R.) & Trotter (W. R.). — *Lancet*, 1952, 1.044.

Gudernatsch (F.). — *Arch. Entwicklungsmech*, 1912, **35**, 457-483.

Harington (C. R.) & Barger (J.). — *Biochem. Journ.*, 1927, **21**, 169-181.

Harington (C. R.) & Randall (S. S.). — *Biochem. Journ.*, 1929, **23**, 373-383.

Kendall (E. C.). — *Journ. Biol. Chem.*, 1919, **39**, 125-147.

Kharasch (N.) & Kalfayan (S. H.). — *J. Org. Chem.*, 1956.

Pende (N.). — Les régulations hormonales, Paris, 1937.

Pitt-Rivers (Mrs R.). — *Lancet*, 1953, 234.

Roche (J.), Lissitzky (S.) & Michel. — *C. R. Acad. Sci.*, 1952, **234**, 1.228.

Roche (J.), Michel (R.), Jouan (P.) & Wolff (W.). — *C. R. Acad. Sci.*, 1955, **241**, 1.880.

Roche (J.), Michel (R.), Truchot (C.), Wolff (W.) & Michel (O.). — *Biochim. et Biophys. Acta*, 1956, **20**, 337-344.

Roth (P. C. J.). — Thèse de Sciences, Paris, 1945.

— *Ann. d'Endocrinol.*, 1953, **14**, n° 5, 857-864.

— *Ann. d'Endocrinol.*, 1954, **15**, n° 5, 767-770.

— *C. R. Soc. Biol.*, 1955, **149**, 1180.

— *Ann. d'Endocrinol.*, 1956, **17**, n° 5, 725-728.

— *Ann. d'Endocrinol.*, 1956, **17**, n° 6, 813-821.

Thibault (Mme O.). — *Ann. d'Endocrinol.*, 1956, **17**, n° 1, 35.

PRÉLIMINAIRES DE LA MÉTAMORPHOSE CHEZ LES ODONATES. OBSERVATIONS SUR LES STADES LARVAIRES d'« Aeschna cyanea » Mull. (Odonata)

Par F. Schaller

Les phénomènes accompagnant la métamorphose des Odonates sont bien connus depuis les travaux classiques de Tillyard (1917). Mais les processus préludant à la métamorphose le sont beaucoup moins et l'on peut dire que la biologie larvaire des grands Odonates, en particulier, reste assez obscure. Les données sur la durée du développement, le nombre des mues larvaires et la croissance sont rares et en général imprécises.

Wesenberg-Lund (1913-1914) est un des rares auteurs qui a cru pouvoir évaluer avec précision la durée du cycle d'une Aeschnide. La ponte a lieu en été, l'éclosion de l'œuf au printemps suivant; le développement larvaire serait très lent et ce n'est qu'après trois hivernages successifs qu'aurait lieu la métamorphose. Ainsi, le cycle complet, depuis la ponte jusqu'à l'éclosion de l'imago s'étendrait sur cinq ans.

Le nombre des stades larvaires précédant la métamorphose n'est pas connu avec exactitude chez *A. cyanea*. Walker (1912) estime à douze le nombre des mues depuis l'éclosion de l'œuf jusqu'au dernier stade larvaire : trois à quatre mues avant l'apparition des ptérothèques, suivies de huit mues au cours desquelles la morphologie externe subit des modifications caractéristiques. Ces données, valables pour des *Aeschna* américaines, ne le sont qu'en partie pour les espèces européennes.

Si les indications sur la durée du développement et le nombre des stades larvaires sont rares, le moment de la métamorphose et de l'apparition des imagos, qui est caractéristique des espèces, est connu avec précision. Corbet (1956) s'est attaché à préciser le déterminisme de la synchronisation de l'éclosion imaginale et à étudier la diapause larvaire chez

une Aeschnide : *Anax imperator,* diapause responsable de la régulation saisonnière chez les Odonates.

Enfin, aucune étude systématique de la croissance des Odonates ne semble avoir été faite jusqu'à ce jour. C'est dans le but d'essayer de combler ces quelques lacunes que nous avons entrepris ce travail.

Des pêches de larves d'*Aeschna cyanea* pratiquées régulièrement dans une même mare et s'étendant sur deux années consécutives, ainsi que l'élevage en aquarium de ces larves, nous ont permis d'apporter quelques précisions sur la biologie de cette espèce jusqu'au moment de la métamorphose.

Le fait qui nous a frappé de prime abord est que les larves sont de taille différente selon la date de la capture : les petites tailles se rencontrent à la fin du printemps et au début de l'été, les grandes tailles en automne et en hiver, les larves prêtes à se métamorphoser au printemps suivant (diagramme, fig. 1). Les imagos apparaissent fin juin à début juillet, et la ponte a lieu au courant de l'été et au début de l'automne (nous avons observé des tentatives de ponte dans l'écorce d'un arbre au ras de l'eau). L'éclosion de l'œuf doit avoir lieu au

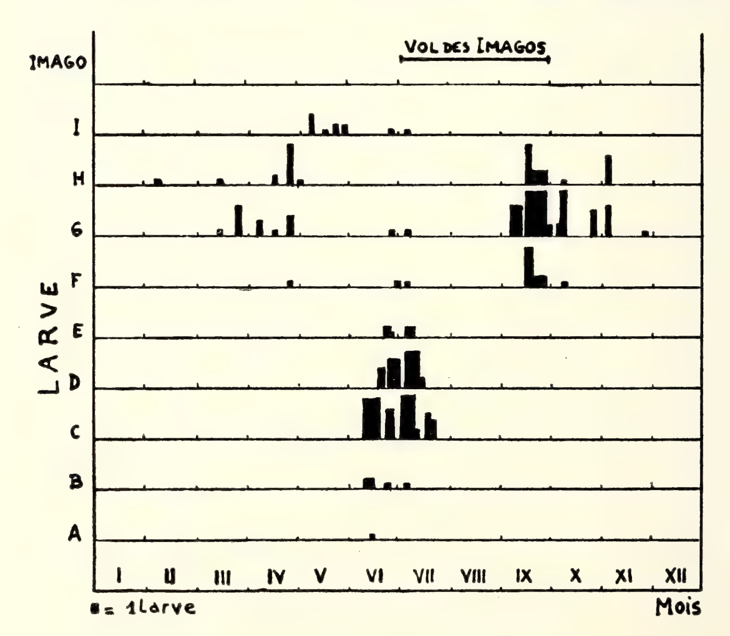


Fig. 1.

Dates des captures et nombre de larves (stades A à I) capturées dans une même mare au cours de deux années consécutives.

printemps, après un repos embryonnaire hivernal, et la vie larvaire s'étend sur un peu plus d'un an. Le premier hivernage s'est fait à l'état d'œuf, le second se fera à l'état larvaire, et ce n'est que dans la première moitié de la troisième année qu'ont lieu la métamorphose et l'éclosion de l'imago. Il s'agit manifestement d'une espèce dont le cycle biologique s'étend sur trois ans.

S'il ne nous a pas été donné de capturer les tout premiers stades larvaires au sortir de l'œuf, nous avons néanmoins trouvé neuf stades successifs, y compris le stade adulte. On désignera ces stades par des lettres, le stade A désignant le plus jeune stade capturé, le stade I le stade adulte.

Dans les petites tailles les stades larvaires se succèdent à intervalles assez réguliers et rapides, mais dans les grandes tailles, la croissance est plus lente et beaucoup moins régulière; on observe chez un grand nombre d'individus un repos hivernal, une véritable diapause (*).

Stade A	:	durée au minimum	4 jours.
Stade B	:	—	7 jours en moyenne.
Stade C	:	—	7 à 12 jours.
Stade D	:	—	8 à 12 jours.
Stade E	:	—	8 à 15 jours.
Stade F	:	—	8 à 20 jours.
Stade G	:	—	23 à 27 jours (100 jours).
Stade H	:	—	25 à 30 jours (250 jours).
Stade I	:	—	35 à 60 jours (200 jours).

La durée de l'avant-dernier stade larvaire (stade H ou ADS) est de vingt-cinq à trente jours pour les larves ayant subi la mue précédente à la fin de l'été ou au printemps suivant. Cette durée s'allonge et peut même aller jusqu'à deux cent cinquante jours si la mue précédente a eu lieu à la fin de l'automne ou en hiver (diagramme, fig. 2). Les observations

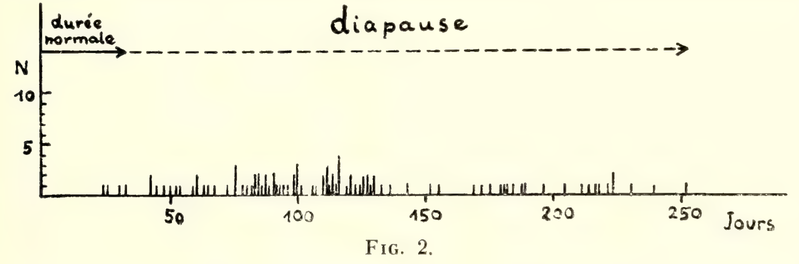


Fig. 2.

Durée en jours de la diapause hivernale à l'avant-dernier stade (H).
N : nombre de larves; au total une centaine.

(*) Voir note p. 134.

concernant cette diapause hivernale ont été faites sur des larves élevées en aquarium. Les mues amenant celles-ci à l'ADS se sont étalées sur une période allant environ du 20 octobre au 20 avril, c'est-à-dire sur six mois = cent quatre-vingts jours. Il est intéressant de noter l'existence au cours de cette période de quatre crises de mue, séparées par des intervalles assez nets (diagramme, fig. 3 a). La période de mue

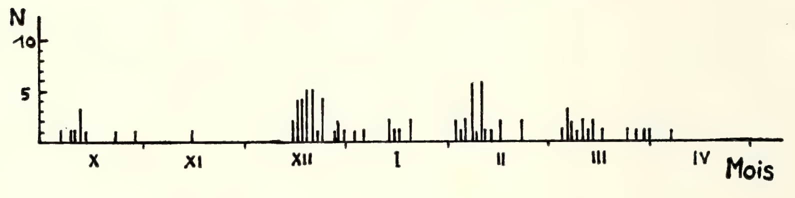


Fig. 3 *a*.

Dates de l'avant-dernière mue larvaire de 87 larves.

au cours de laquelle ces mêmes larves ont subi leur dernière mue larvaire est au contraire très restreinte : elle s'étend environ de mi-avril à mi-juin, c'est-à-dire sur soixante jours (diagramme, fig. 3 b). Ceci explique les différences considérables

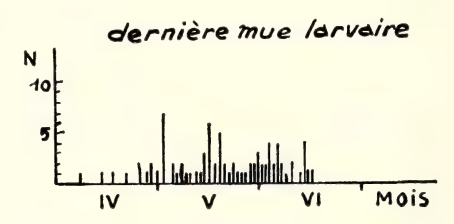


Fig. 3 *b*.

Dates de la dernière mue larvaire de 83 larves, toutes capturées durant l'été et l'automne et tenues en aquarium.

dans la durée de l'ADS larvaire. En effet, les larves ayant subi leur avant-dernière mue larvaire relativement tôt (fin octobre) au cours d'une première crise de mue restent à l'ADS pendant cent cinquante à deux cent cinquante jours environ, celles intéressées par la deuxième crise (début janvier) y restent cent à cent trente jours environ, celles intéressées par la troisième crise (fin février) quatre-vingt-dix à cent jours, enfin les larves intéressées par la quatrième crise

(fin mars) restent cinquante à quatre-vingts jours seulement à l'ADS, rejoignant les larves sans diapause hivernale.

La durée du dernier stade larvaire (stade I ou DS) est de cinquante jours en moyenne. Toutefois, un certain nombre de larves qui ont subi leur dernière mue larvaire à la fin de l'automne passent l'hiver au dernier stade, dont la durée atteint alors deux cents jours environ. De même un certain nombre de larves à l'antépénultième stade (stade G ou APS) dont la durée est en moyenne de vingt-cinq jours, peut subir une diapause hivernale, amenant la durée de ce stade à une centaine de jours.

Il faut donc admettre chez *Aeschna cyanea* l'existence d'une diapause hivernale, qui est facultative et qui a lieu principalement à l'ADS, mais qui peut aussi intéresser l'APS ou le DS. Si les données de Wesenberg-Lund sont exactes, il faudrait admettre pour *Aeschna grandis,* une espèce très voisine, l'existence de trois diapauses hivernales consécutives, alors que *cyanea* n'en présente qu'une seule. Corbet signale que *Anax imperator* subit une diapause hivernale au dernier stade larvaire, mais à ce stade seulement, différant en ceci d'*Aeschna cyanea* où elle peut avoir lieu à l'un des trois derniers stades.

Il a été nécessaire pour notre étude des stades larvaires d'*Aeschna cyanea* de rechercher des repères morphologiques précis permettant de distinguer les stades sucessifs. La description donnée par Walker qui indique huit stades larvaires (stades A à H) depuis l'apparition des ptérothèques jusqu'à la métamorphose n'a pu être retenue. Il nous a été possible d'en repérer neuf depuis l'apparition des ptérothèques et pour lesquels les indications de Walker ne sont que partiellement valables.

Une sériation précise par stades a été rendue possible grâce à des mesures de longueur des exuvies recueillies après la mue. Les mesures de longueur effectuées sur la larve vivante sont beaucoup trop imprécises, non seulement du fait des contractions de l'abdomen lors des mouvements respiratoires, mais aussi en raison de la croissance intrastade. Dans l'étude biométrique, nous avons donc abandonné la longueur totale comme grandeur de référence, les exuvies elles-mêmes pouvant être plus ou moins étirées, et nous avons choisi la longueur du mentum (Mt), pièce principale du masque (fig. 4), qui fournit les mesures les plus précises.

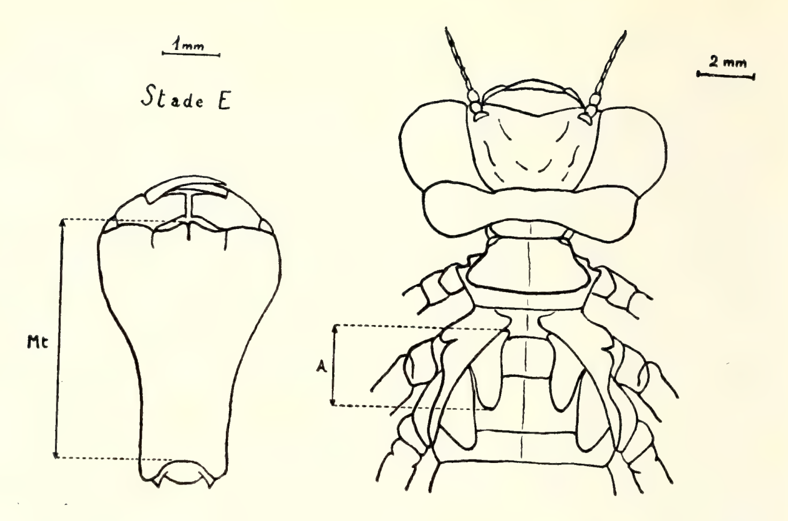


Fig. 4.

A gauche : le mentum, une partie du masque, d'un stade E, en vue ventrale (Mt : longueur de référence pour les mesures) ; *à droite :* la partie antérieure d'un stade E en vue dorsale (A : longueur de la ptérothèque antérieure).

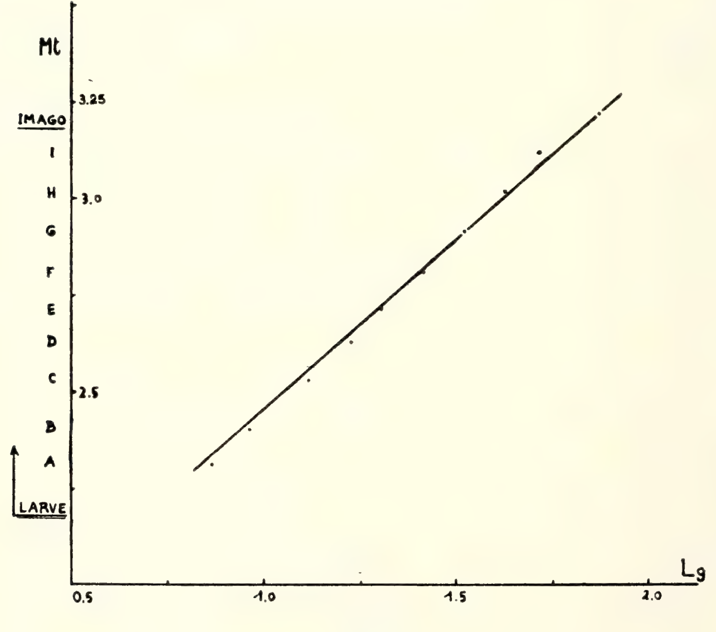


Fig. 5.

Croissance du mentum (Mt) en fonction de la longueur totale du corps (Lg) des larves aux stades A à I (coordonnées logarithmiques).

Il fallait toutefois s'assurer du fait que la croissance du mentum est proportionnelle à la croissance totale. En portant en abscisse la valeur exprimée en logarithme de la longueur totale (Lg) et en ordonnée la valeur logarithmique de la longueur du mentum (ceci pour une série de couples de mesures), on obtient une droite d'allométrie dont le coefficient de pente est 0,95. On peut donc conclure à la croissance subisométrique du mentum (graphique, fig. 5).

Le classement par valeurs logarithmiques croissantes de la longueur du mentum (Mt) donnée par les exuvies (leur nombre figure en ordonnée), nous a donné une série de polygones de fréquence assez nettement séparés les uns des autres (histogramme, fig. 6). Ceux-ci correspondent bien aux stades larvaires successifs.

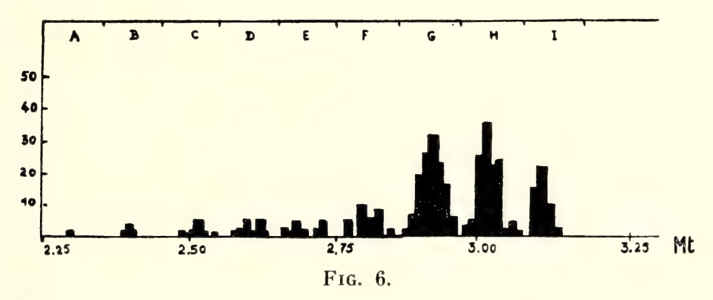


Fig. 6.

Classement des neuf derniers stades larvaires par valeurs logarithmiques croissantes de la longueur du mentum (Mt), portées en abscisse. Nombre des mesures en ordonnée.

C'est ainsi par le biais des mesures effectuées sur les exuvies qu'il nous a été possible d'identifier les différents stades larvaires comme tels, car nous avions soin de recueillir ensemble la larve et l'exuvie qu'elle venait de quitter.

Des repères précieux pour la distinction des stades sont : la longueur totale de l'individu comptée depuis le bord antérieur du labre jusqu'à l'extrémité de la pyramide anale (les larves venant de muer sont notablement plus longues du fait de l'étirement de l'abdomen qui ne s'est pas encore télescopé; après un premier raccourcissement, il y a une croissance physiologique normale intrastade) ; le nombre de raies foncées longitudinales sur l'œil composé; le nombre d'articles antennaires qui est de sept chez la larve adulte; l'aspect de la pyramide anale; enfin le développement (forme et longueur) des ptérothèques.

Description des neuf stades successifs depuis l'apparition des ptérothèques :

Stade A. — Taille 6 mm en moyenne. 2 raies oculaires. 4 articles antennaires (l'article distal presque aussi long que les 3 autres réunis). Les cerques sont bien développés, alors que les cercoïdes (appendices supérieurs de la pyramide anale) sont à peine visibles. Ptérothèques minuscules en forme de bourgeons aplatis et allongés qui font saillie entre les pleures et les tergites thoraciques.

Stade B. — Taille 7 à 8,5 mm. 3 raies oculaires. 5 articles antennaires. Appendice dorsal (appendice médian impair de la pyramide anale) n'atteignant pas la moitié de la longueur des cerques. Les ptérothèques ont commencé leur croissance en longueur et forment des bourgeons allongés, légèrement déjetés en direction caudale; elles se sont épaissies et sont redressées, comme plantées dans les angles pleuraux.

Stade C. — Taille 9 à 11,5 mm. 4 raies oculaires. L'appendice dorsal a dépassé la moitié de la longueur des cerques; les cercoïdes sont très petits. Les antennes ont toujours 5 articles, mais dans l'article distal on aperçoit l'amorce d'une séparation transversale et dans le troisième article une constriction médiane. Les ptérothèques ont à présent la forme de lames triangulaires appliquées sur les tergites et dont la pointe a atteint ou légèrement dépassé le bord inférieur du tergite qui les porte.

Stade D. — Taille 12,5 à 15 mm. 5 raies oculaires. Les antennes comptent entre 6 et 7 articles (parfois 6 d'un côté et 7 de l'autre) : le troisième article s'est dédoublé ainsi que le dernier, mais pas toujours complètement. L'appendice dorsal a atteint les deux tiers, les cercoïdes le quart de la longueur des cerques. Les ptérothèques ont à présent la forme d'ailerons allongés dont les bords en regard sont parallèles entre eux; l'extrémité des ptérothèques antérieures a largement dépassé le bord postérieur du tergite mésothoracique, les ptérothèques postérieures ont presque atteint le bord postérieur du tergite métathoracique.

Stade E. — Taille 16 à 19 mm. 6 raies oculaires. C'est la première fois que l'on rencontre uniformément 7 articles antennaires. L'appendice dorsal a atteint les trois quarts, les cercoïdes presque le tiers de la longueur des cerques. Les

ptérothèques se sont allongées davantage sans se recouvrir; la paire antérieure a atteint ou dépassé la moitié du tergite métathoracique; la paire postérieure a atteint ou dépassé le bord antérieur du premier segment abdominal.

Stade F. — Taille 20 à 24 mm. 7 raies oculaires. L'appendice dorsal ne change plus de taille par rapport aux cerques, mais les cercoïdes ont atteint la moitié de la longueur des cerques. Les ptérothèques dont les bords en présence étaient simplement contigus se chevauchent à présent : la ptérothèque postérieure recouvre le bord postérieur de la ptérothèque antérieure; cette dernière a atteint ou presque le bord antérieur du premier segment abdominal et la ptérothèque postérieure son bord postérieur. On voit se dessiner sur l'appendice dorsal la première ébauche de l'appendice supra-anal du mâle adulte.

Stade G. — Taille 25 à 29 mm. 8 raies oculaires. Les cercoïdes ont dépassé la moitié de la longueur des cerques; ceux du mâle sont plus épais que ceux de la femelle qui sont effilés. Les bords en regard des ptérothèques antérieures sont presque contigus; celles-ci sont largement recouvertes par les ptérothèques postérieures; ces dernières ont atteint la moitié du deuxième segment abdominal alors que les ptérothèques antérieures ont atteint le bord postérieur du premier segment abdominal.

Stade H. — (Avant-dernier stade) : taille 30 à 35 mm. 9 raies oculaires. Les proportions des apppendices de la pyramide anale ne varient plus guère; seul l'appendice supra-anal du mâle s'est allongé. Les ptérothèques antérieures ont leurs bords en regard contigus et sont aux trois quarts recouvertes par les ptérothèques postérieures. Celles-ci atteignent le bord antérieur du troisième segment abdominal.

Stade I. — (Dernier stade) : taille 38 à 43 mm. 10 raies oculaires (fig. 7, n° 1). Ptérothèques postérieures atteignant le bord postérieur du quatrième segment abdominal.

C'est au cours du dernier stade que s'opèrent les remaniements profonds préludant à la métamorphose. La morphologie externe subit des transformations très nettes intéressant les yeux composés, les ptérothèques et le masque qui disparaît après la métamorphose. Les premiers indices extérieurs sont donnés par les yeux dix à douze jours après la dernière mue

larvaire. On assiste à l'extension progressive du pigment oculaire (vu par transparence à travers la cuticule), principalement en direction médiane et postérieure jusqu'à fusion des aires oculaires droite et gauche (*Aeschna* à l'état adulte a les yeux contigus sur la ligne médiane). Ces transformations sont très caractéristiques et nous ont permis d'établir une sériation très précise de la métamorphose pendant le dernier stade (fig. 7, n° 2 à 8).

N° 2 : le pigment oculaire commence à déborder des angles internes des yeux larvaires, sous forme d'un mince liseré foncé. N° 3 : ce liseré s'élargit et s'étend le long des bords antérieur et postérieur des yeux. En même temps, du pigment hypodermique banal est refoulé vers le bord postérieur de la tête. N° 4 : le débordement du pigment oculaire s'accentue et les deux aires pigmentaires, au niveau des angles internes, viennent à la rencontre l'une de l'autre. Le pigment hypodermique a presque atteint en arrière le bord antérieur des impressions musculaires des dilatateurs dorsaux de l'œsophage. N° 5 : les aires oculaires se touchent presque, le pigment hypodermique a atteint le bord antérieur des impressions musculaires. N° 6 : les aires oculaires sont contigues et ont atteint en arrière les impressions musculaires. On voit un léger décollement de la cuticule dans les angles antéro-internes des yeux. N° 7 : l'extension des aires oculaires se poursuit et à présent elles sont largement en contact dans la partie moyenne. En arrière, elles passent par le milieu des impressions musculaires latérales. Le décollement de la cuticule dans la partie antérieure des yeux est très marqué. Les ptérothèques ont gardé jusqu'à présent l'aspect aplati et leur position tectiforme qu'elles avaient au début du stade larvaire. N° 8 : les ailes sont maintenant gonflées et de section ovale. Les ptérothèques postérieures ne recouvrent plus les ptérothèques antérieures, mais elles sont parallèles entre elles. On aperçoit sous la cuticule la pilosité céphalique imaginale. L'œil a augmenté de volume et est en contact étroit avec la cuticule. Les ptérothèques laissent apparaître par transparence les petits crochets du bord antérieur des ailes. Celles-ci étant repliées « en accordéon », on aperçoit une succession de petits points noirs disposés en zig-zag. En même temps, les muscles du labium ont disparu et le masque est vide. C'est l'indice d'une métamorphose toute proche.

De tous les organes larvaires, ce sont les ptérothèques qui subissent l'accroissement le plus spectaculaire. Il nous a paru

intéressant d'en étudier la croissance depuis leur apparition au stade A et à travers les stades larvaires suivants jusqu'à l'imago.

Dans cette étude biométrique de la croissance alaire nous

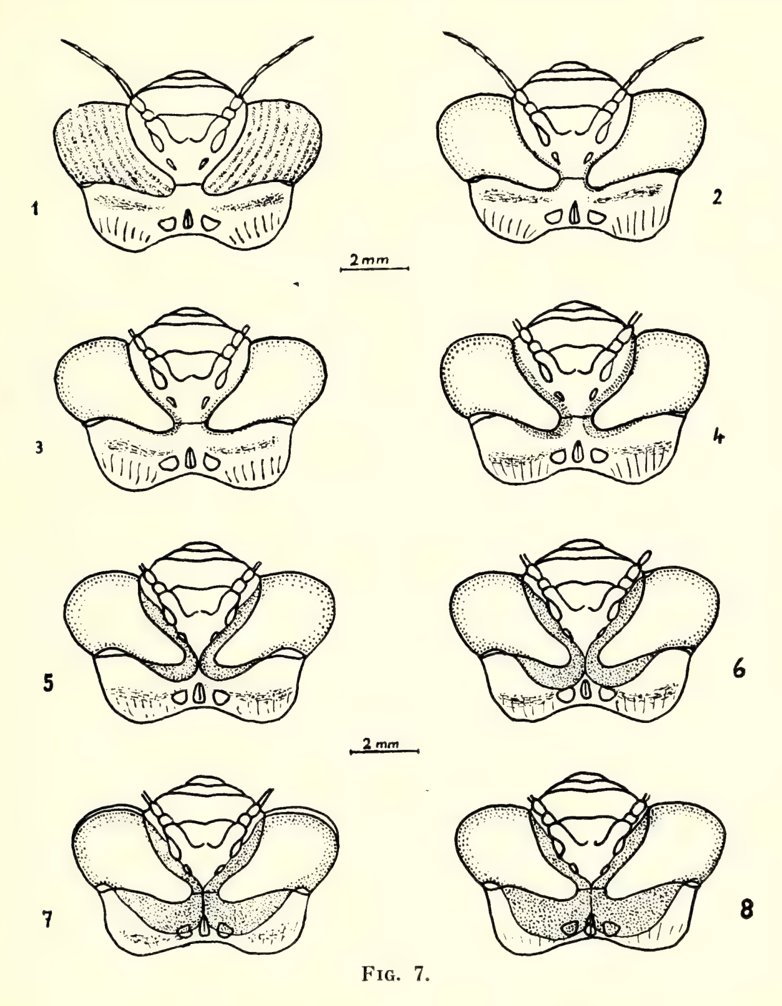


Fig. 7.

1 à 8 : Etapes successives de la métamorphose de l'œil au dernier stade larvaire.

avons utilisé comme grandeur de référence, tant qu'il s'agissait de stades larvaires, la longueur du mentum, dont la croissance est proportionnelle à la croissance totale. Mais chez l'imago, cette grandeur de référence ne peut être utilisée,

vu que le masque a disparu. Nous avons alors extrapolé à partir des valeurs moyennes du mentum pour les stades successifs, ce qui nous a donné une grandeur de référence théorique mais valable. La différence entre les valeurs logarithmiques du mentum pour les stades larvaires successifs est en moyenne de 0,100. La valeur moyenne pour le dernier stade est de 3,115, donc on peut admettre comme grandeur de référence : 3,215 pour l'imago. Cette valeur vient du reste parfaitement s'inscrire dans la droite d'allométrie de croissance du mentum en fonction de la longueur totale (graphique, fig. 5).

En utilisant le groupement naturel des mesures données par les neuf stades larvaires et l'imago, on obtient pour chaque stade une valeur moyenne du couple de mesures : longueur de la ptérothèque ou de l'aile antérieure (fig. 4) en fonction de la longueur de référence (Al/Mt). Les neuf points donnés par les stades larvaires s'incrivent parfaitement dans une droite, mais le point donné par l'imago est situé nettement en dehors de cette droite : la discontinuité due à la métamorphose est manifeste (graphique, fig. 8).

La droite d'allométrie concernant les stades larvaires est très redressée : sa pente est b = 2,39. On a donc affaire à une croissance fortement majorante. Mais si, au lieu de considérer la croissance interstade, on étudie la croissance intrastade, on s'aperçoit que celle-ci ne reste pas constante (graphique, fig. 9). Les stades B à G ont une allométrie majorante avec les valeurs de pente suivantes : B : 1,06; C : 1,12; D : 1,43; E : 2,13; F : 1,63; G : 1,48. L'avant-dernier et le dernier stade ont une allométrie minorante H : 0,77; I : 0,40. L'imago : 0,23. Le coefficient d'allométrie voisin de 1, donc isométrique, pour les petites tailles croît pour atteindre et même légèrement dépasser 2 dans le stade E, puis décroît, d'abord lentement (G : 1,48), puis rapidement en passant en-dessous de 1 pour les deux derniers stades larvaires et pour l'imago.

Il convient donc de représenter la croissance alaire non par une droite unique pour les stades larvaires, suivie après la métamorphose d'une autre droite pour l'imago, mais par une succession de droites, caractéristiques de chaque stade. On s'aperçoit alors que la discontinuité dans la croissance alaire, évidente à la métamorphose, apparaît déjà bien plus tôt, ainsi qu'en témoignent les changements de pente des

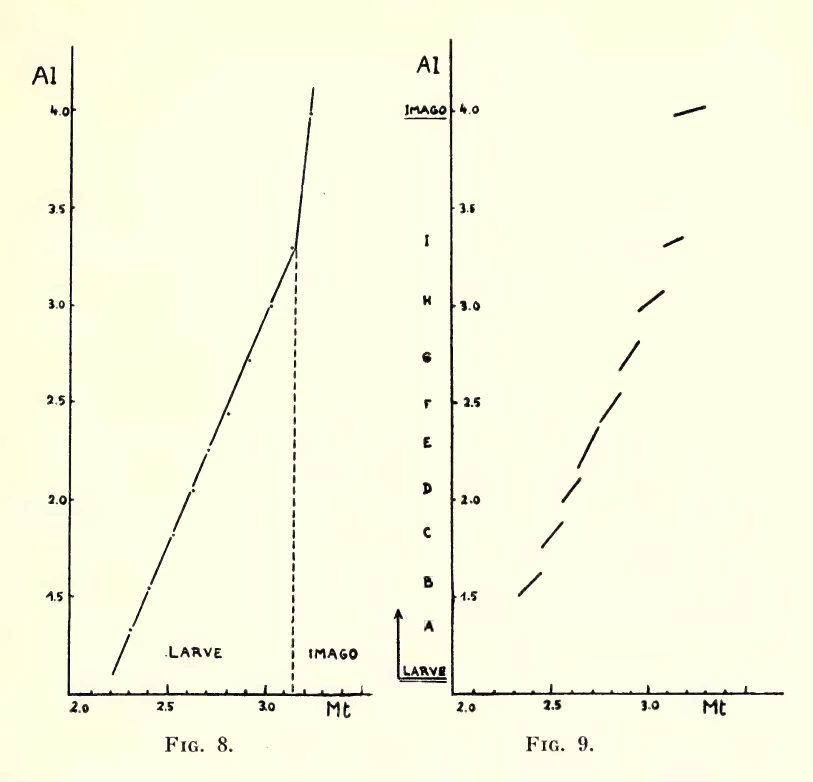


Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 8. — Croissance interstade de l'aile antérieure en fonction de la croissance totale.

Fig. 9. — Croissance intrastade de l'aile antérieure en fonction de la croissance totale. Les longueurs de l'aile (Al), en ordonnée, et celle du mentum (Mt), en abscisse, sont indiquées en coordonnées logarithmiques.

droites d'allométrie aux trois stades précédant la métamorphose.

On remarque d'autre part que les droites d'allométrie intrastade sont décrochées l'une par rapport à l'autre, ce qui donne à la croissance d'*Aeschna* un aspect discontinu, par paliers.

Conclusion. — Les transformations morphologiques d'*Aeschna cyanea* au moment de la métamorphose, en particulier la croissance de l'aile, sont très importantes. Si la discontinuité de croissance entre la ptérothèque larvaire et l'aile de l'imago est un phénomène bien connu, il nous a paru intéressant de relever que celui-ci ne se prépare pas au dernier stade larvaire seulement. Cette discontinuité apparaît bien avant et est

annoncée par les changements de pente des droites d'allométrie intrastade dès l'antépénultième stade. La métamorphose de l'aile est préparée longtemps à l'avance.

Laboratoire de Biologie générale, Faculté des Sciences de Strasbourg.

Note. — Les observations poursuivies après cet exposé ont permis d'établir que :

1° Le nombre total des stades larvaires peut varier entre 10 et 13;

2° L'hivernage des larves (diapause larvaire) n'est pas obligatoire, un certain nombre de larves pouvant se métamorphoser dans l'année même de l'éclosion de l'œuf;

3° Le cycle biologique d'*Aeschna cyanea* s'étend soit sur deux, soit sur trois ans, la diapause de l'œuf restant obligatoire.

Bibliographie

Corbet (P. S.), 1956. — Environmental factors influencing the induction and termination of diapause in the emperor dragonfly, *Anax imperator* Leach. *J. exp. Biol.*, **33**, n° 1, 1-14.

Muenchberg (P.), 1930. — Zur Biologie der Odonatengenera *Brachytron* Evans und *Aeschna* Fbr. *Z. Morphol. Œkol. Tiere*, **20**, 172-232.

Straub (E.), 1943. — Stadien und Darmkanal der Odonaten in Metamorphose und Häutung, sowie die Bedeutung des Schlüpfaktes für die systematische Biologie. *Arch. f. Naturgesch.*, **12**, 1-93.

Tillyard (R.), 1917. — The biology of Dragonflies. Cambridge.

Walker (E. M.), 1912. — The north american Dragonflies of the genus Aeschna. *Univ. Toronto Biol. Ser.*, N° 11, 1-213.

Wesenberg-Lund (C.), 1913-1914. — Odonatenstudien. *Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrograph.*, **6**, 155-228, 373-422.

Discussion

M. Bounhiol. — La fréquence dégressive des dernières mues est-elle due à une diapause ou à une paresse, à un ralentissement progressif de l'activité physiologique, avec l'arrivée des premiers froids ?

M. Schaller. — La fréquence dégressive des dernières mues, avec l'allongement progressif des dernières intermues, est bien due à un ralentissement de l'activité physiologique à l'approche de l'hiver. L'un des derniers stades (en général l'avant-dernier) subit un allongement considérable, qui est une véritable diapause larvaire hivernale. Ces deux phénomènes sont responsables de la régulation saisonnière de l'espèce considérée.

M. Abeloos. — M. Schaller peut-il préciser les caractères de cette diapause larvaire ?

M. Schaller. — Chez *Aeschna cyanea,* la diapause larvaire est en somme un repos hivernal « actif », c'est-à-dire plus qu'un simple ralentissement du métabolisme (les larves se déplacent et se nourrissent). Les facteurs intervenant dans cette diapause semblent être la température et la photopériode selon les travaux de Corbet (sur *Anax),*

FORMATION DE LA TÊTE DE L'IMAGO CHEZ LES DIPTÈRES SUPÉRIEURS; ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA DÉTERMINATION DES DISQUES IMAGINAUX.

Par Jeanne SCHOELLER

Chez les Diptères supérieurs, la larve ou asticot, apode et « acéphale » et l'imago sont spécialisés dans deux directions entièrement différentes. A la métamorphose, l'animal perd ses spécialisations larvaires et les organes de l'imago se forment à partir de cellules groupées en « disques imaginaux » : celles-ci ont gardé des caractères embryonnaires et n'ont jamais été une partie fonctionnelle de la larve.

La larve des Diptères supérieurs étant acéphale, la tête de l'imago est un exemple frappant de l'acquisition d'une structure nouvelle au cours de la vie postembryonnaire. Nous décrirons, d'après nos observations, quelques aspects de sa morphogenèse chez *Calliphora erythrocephala*.

D'autre part, le développement des organes imaginaux pendant la métamorphose des Insectes pose, d'une manière intéressante, des problèmes analogues à ceux de la formation des organes au cours du dévelopement embryonnaire chez les Vertébrés. Chez les Diptères supérieurs, l'état de détermination des disques imaginaux pendant la vie larvaire est assez bien connu. Nous ferons, à ce sujet, l'exposé des connaissances acquises.

I. — FORMATION DE LA TÊTE DE L'IMAGO CHEZ *CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA*

A. — FORMATION DE LA VÉSICULE CÉPHALIQUE

1° *Ebauches céphaliques chez la larve*

Deux faits permettent de comprendre l'anatomie de la larve des Diptères supérieurs ;

1° Au cours du développement embryonnaire des Cyclorrhaphes, la tête larvaire s'invagine et entraîne la formation, à l'intérieur du corps, de deux sacs frontaux.

2° Les ébauches imaginales oculo-antennaires se développent à partir de ces sacs frontaux. Ce phénomène est déjà observé à des degrés divers chez certains Nématocères;

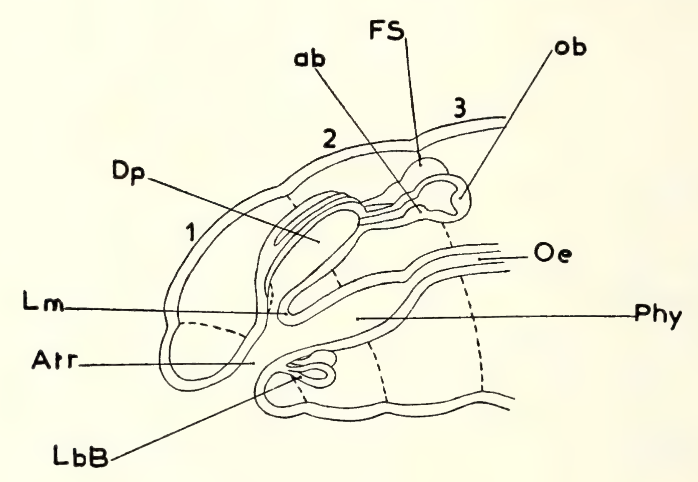


Fig. 1.

Schéma de la partie antérieure d'une larve de Diptère supérieur (d'après Snodgrass, 1924).

ab : ébauche imaginale antennaire; *Atr* : atrium; *Dp* : poche dorsale bilobée; *FS* : sac frontal; *LbB* : disque imaginal labial; *Lm* : labre; *ob* : ébauche imaginale oculaire; *Oe* : œsophage; *Phy* : pharynx; *1, 2, 3* : segments thoraciques 1, 2, 3.

Snodgrass en donne quelques exemples dans son étude sur *Rhagoletis pomonella* (1924).

Chez les Cyclorrhaphes, la paroi de la tête larvaire invaginée forme une nouvelle cavité buccale ou « atrium ». Dans celui-ci, débouchent le pharynx et une poche dorsale bilobée dans laquelle s'ouvrent les deux sacs frontaux droit et gauche (fig. 1 et 2). Les disques imaginaux oculaires et antennaires apparaissent comme des épaississements de la paroi des sacs frontaux. Chez une larve de *Calliphora* du troisième stade, ils sont distincts et bien délimités (fig. 3). Les disques imaginaux des yeux sont réunis aux ganglions cérébroïdes par un pédoncule oculaire. Deux disques imaginaux labiaux sont situés sur le plancher de l'atrium, au niveau de l'ouverture

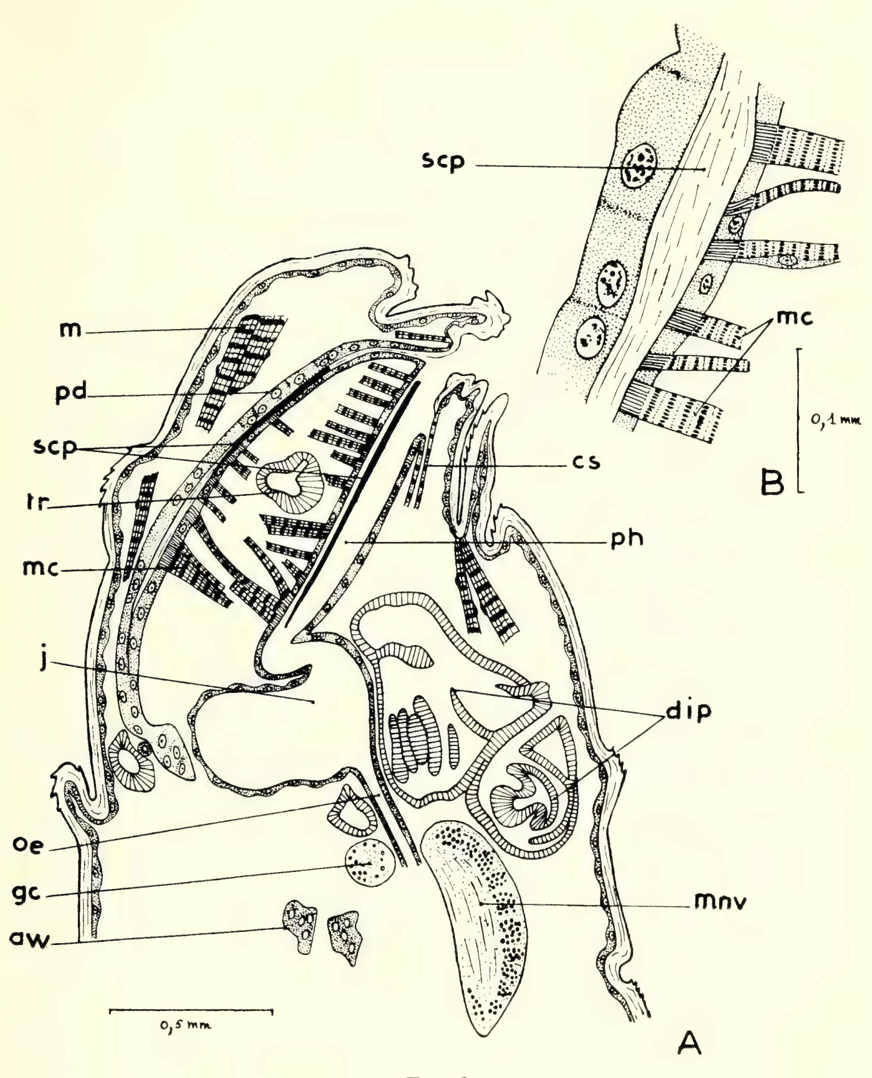


FIG. 2.

A : coupe sagittale d'une larve de *Calliphora erythrocephala.*

B : détail de la poche dorsale.

aw : anneau de Weismann; *cs* : canal salivaire; *dip* : disque imaginal de patte; *gc* : ganglion cérébroïde; *j* : jabot; *m* : muscle; *mc* : muscles cibariaux; *mnv* : masse nerveuse ventrale; *œ* : œsophage; *pd* : poche dorsale; *ph* : pharynx; *scp* : squelette céphalo-pharyngien; *tr* : trachée.

En hachuré : les cellules imaginales.

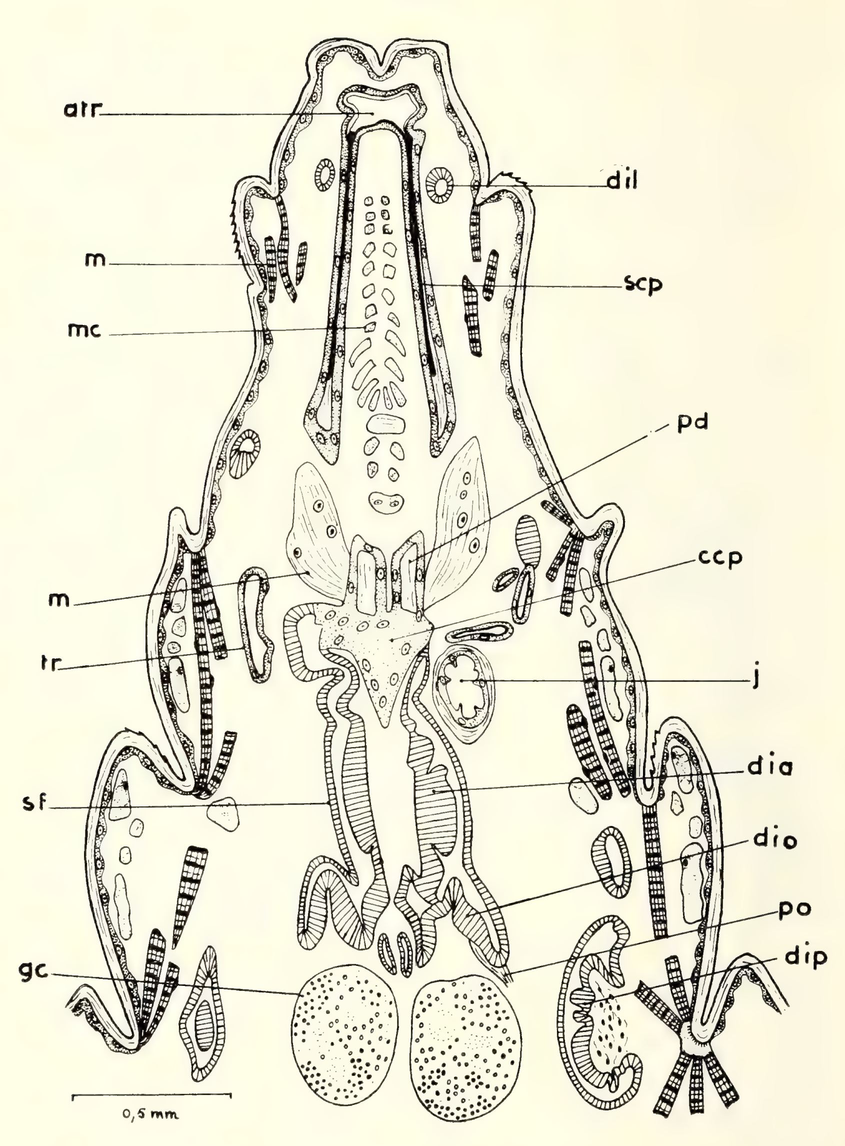


Fig. 3.

Coupe frontale d'une larve de *Calliphora erythrocephala*.

atr : atrium; *ccp* : cordon céphalo-pharyngien; *dia* : disque imaginal antennaire; *dil* : disque imaginal labial; *dio* : disque imaginal oculaire; *dip* : disque imaginal de patte; *gc* : ganglion cérébroïde; *j* : jabot; *m* : muscles; *mc* : muscles cibariaux; *pd* : poche dorsale; *po* : pédoncule oculaire; *scp* : squelette céphalo-pharyngien; *sf* : sac frontal; *tr* : trachée.

En hachuré : les cellules imaginales.

du canal salivaire (fig. 1) ; ils formeront une partie importante de la trompe de l'imago.

Snodgrass avait distingué dans son étude sur *Rhagoletis pomonella* (1924), la poche dorsale, qui contient une partie du squelette céphalo-pharyngien, des sacs frontaux proprement dits, où sont situés les disques imaginaux oculo-antennaires. On ne fait pas habituellement cette distinction et c'est l'ensemble qu'on désigne du nom de sac frontal. Faute de s'être mis d'accord sur cette nomenclature, il y a eu des erreurs mutuelles d'interprétation. Nous adoptons la nomenclature de Snodgrass pour la raison suivante : chez la larve de *Calliphora,* les parois de la poche dorsale et celles des sacs frontaux présentent des différences histologiques qui nous semblent importantes.

Les cellules des sacs frontaux sont petites et fortement basophiles; leur activité mitotique est grande. Il en est de même pour les cellules de tous les disques imaginaux. L'épiderme de la poche dorsale, au contraire, est formé de grandes cellules avec des noyaux volumineux (180 μ de diamètre) (fig. 2 B) ; nous n'y trouvons pas de mitoses. Ce sont là, selon Perez, les caractéristiques de cellules larvaires chez les Diptères supérieurs. Il y a donc bien une différence histologique entre les cellules des sacs frontaux et celles de la poche dorsale.

De plus, le revêtement des sacs frontaux, comme celui des sacs péripodiaux des disques imaginaux des pattes ou des ailes, ne subit pas de mue pendant la vie larvaire. Au contraire, le squelette céphalo-pharyngien sécrété par les parois du pharynx et de la poche dorsale est rejeté à chaque mue (Snodgrass, 1924).

Ces différences histologiques amènent à supposer que les sacs frontaux et la poche dorsale n'évolueront pas de la même façon au cours de la métamorphose.

2° *Formation de la vésicule céphalique*

Après l'immobilisation de la larve et la formation du puparium, les ébauches imaginales de la tête fusionnent en une vésicule céphalique unique. Celle-ci, par simple dévagination, formera la tête de la nymphe.

Peu après la formation du puparium, les cellules de la poche dorsale subissent une histolyse : elles sont envahies par des sphères de granules très nombreuses à leur niveau.

Leurs noyaux dégénèrent : la chromatine s'agglomère en amas irréguliers. Les cellules sont alors soit résorbées peu à peu sur place, soit disloquées et rejetées dans la cavité générale (fig. 4).

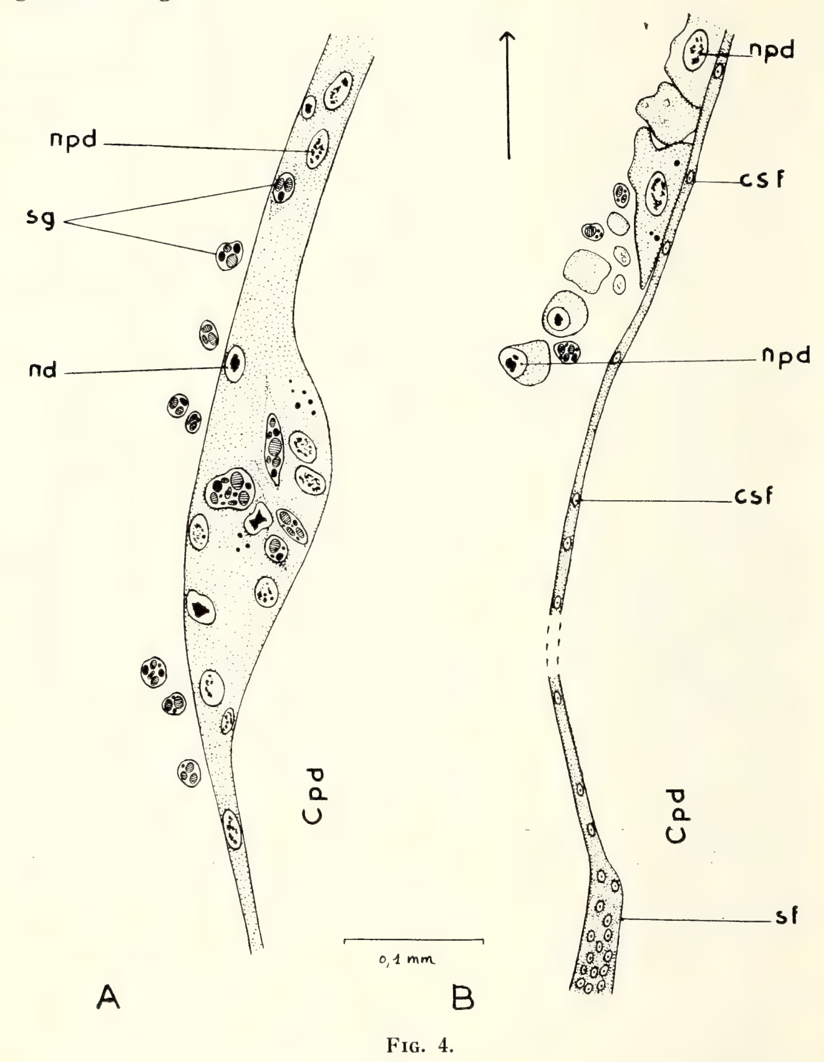


FIG. 4.

A : histolyse des cellules de la poche dorsale.

B : remplacement des cellules de la poche dorsale par celles des sacs frontaux *(Calliphora erythrocephala).*

Cpd : cavité de la poche dorsale; *csf :* cellule du sac frontal; *nd :* noyau en dégénérescence; *npd :* noyau de la poche dorsale; *sf :* sac frontal; *sg :* sphères de granules (la flèche indique la partie antérieure de l'animal).

L'histolyse débute dans la partie distale de la poche dorsale puis progresse vers l'atrium. Au fur et à mesure de leur dégénérescence, les cellules de la poche dorsale sont remplacées par les cellules des sacs frontaux. Les cellules les plus antérieures des sacs frontaux s'étirent suivant l'axe antéro-postérieur de l'animal et forment une lame très mince qui avance vers la partie antérieure de l'animal et parfois chevauche les cellules de la poche dorsale restées encore en place (fig. 4 B).

Les cellules imaginales des sacs frontaux progressent

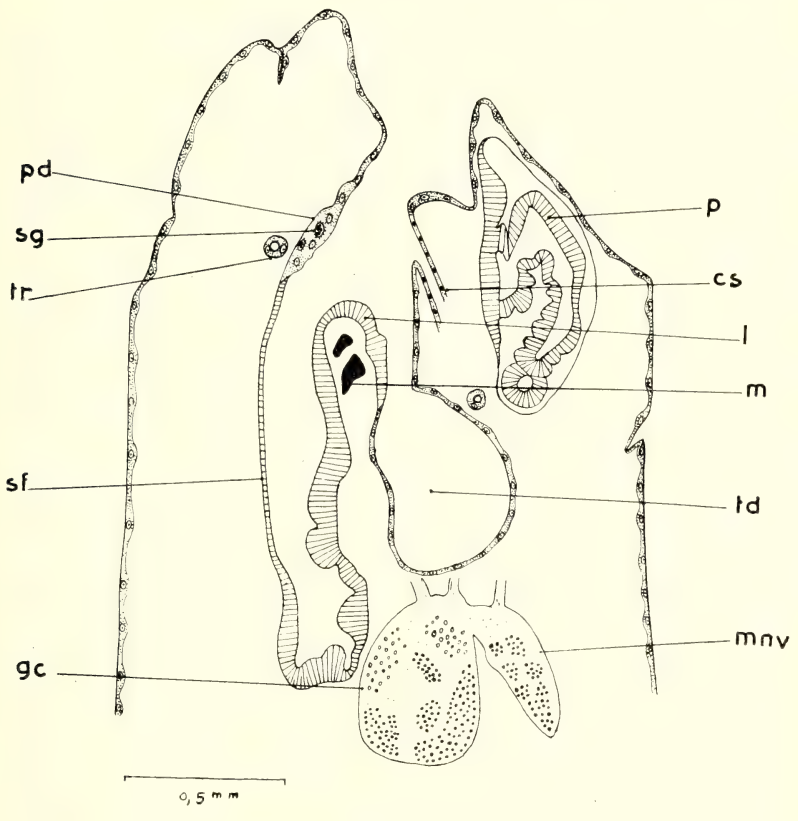


Fig. 5.

Coupe sagittale d'une « pupe » de dix heures *(Calliphora erythrocephala)*.

cs : canal salivaire; *gc* : ganglion cérébroïde; *l* : ébauche labrale; *m* : muscle histolysé; *mnv* : masse nerveuse ventrale; *p* : ébauche de patte; *pd* : reste de la poche dorsale; *sf* : sacs frontaux; *sg* : sphère de granules; *td* : tube digestif; *tr* : trachée.

En hachuré : les cellules imaginales.

d'abord uniquement le long du bord latéral de la poche dorsale; puis elles se dirigent en même temps vers la ligne médiane à la rencontre des cellules de l'autre sac frontal; ainsi, les sacs frontaux droit et gauche fusionnent en une poche unique.

Remplaçant la poche dorsale au fur et à mesure de son histolyse, les sacs frontaux remontent ainsi progressivement vers la région antérieure de l'animal (fig. 5). Finalement, ils débouchent directement à l'extérieur, ayant rejoint l'ébauche du labre et les disques imaginaux labiaux qui ont fusionné entre temps.

Pendant la formation de la vésicule céphalique, les cellules de la poche dorsale sont donc histolysées et remplacées par les cellules des sacs frontaux. Ce remplacement progressif et rapide de la poche dorsale par des cellules imaginales ne peut être mis en évidence que par des observations répétées à de courts intervalles pendant les douze heures qui suivent la formation du puparium, ce qui n'avait pas encore été fait. Il est intéressant de constater que nous retrouvons là, les mêmes processus que ceux que Perez a décrits au cours de « la rénovation de l'hypoderme thoracique ou abdominal » chez *Calliphora erythrocephala.*

La poche dorsale et l'atrium ne nous semblent donc pas participer à la formation de la tête imaginale des Diptères supérieurs, contrairement à ce qui était admis jusqu'à présent. Van Rees, Wahl désignaient, eux, sous le nom de sac frontal la totalité de la poche qui s'ouvre dans l'atrium; ils ne distinguaient pas la poche dorsale des sacs frontaux. Selon eux, l'ensemble participait à la formation de la tête imaginale chez *Calliphora.* D'après Wahl, la vésicule céphalique unique se formerait par simple dissolution des parois médianes des deux sacs, suivie par l'union de leurs parois externes. Snodgrass (1924), au contraire, établit la distinction entre poche dorsale et sacs frontaux proprement dits; cependant, selon lui, la tête imaginale de *Rhagoletis pomonella* dérive à la fois des sacs frontaux, de l'atrium et de la poche dorsale. Dans son article sur la métamorphose de la tête des mouches (1953), il ne dit pas ce que devient la poche dorsale.

Les transplantations de sacs frontaux faites soit par Vogt (1946) chez *Drosophila,* soit par nous même chez *Calliphora* donnent les résultats suivants : les sacs frontaux transplantés seuls, fournissent toute la tête imaginale à l'exception du labre, de l'haustellum et des labelles qui se développent à

partir de l'ébauche labrale et des disques imaginaux labiaux. Nos observations se trouvent ainsi confirmées : la poche dorsale disparaît par histolyse au cours de la métamorphose; elle ne participe donc pas à la formation de la tête imaginale.

B. — Morphogenèse de la crête faciale et du ptilinum

Par dévagination de la vésicule céphalique (trente-trois heures après la formation du puparium à 23-24° C), l'ébauche de la tête devient externe; la nymphe est alors nommée « phanérocéphale ». La tête apparaît plus ou moins globuleuse; sa forme va être modelée pendant les trois à quatre premiers jours qui suivent sa dévagination. En particulier, la région faciale subit des modifications importantes par suite de la morphogenèse de la crête faciale et du ptilinum (Schoeller, 1956 a).

La morphogenèse de ces deux régions céphaliques présente des analogies, elle passe par deux étapes :

1° La formation d'un massif de cellules aux dépens de la paroi céphalique;

2° La différenciation de la crête faciale et du ptilinum à partir de ces massifs de cellules.

1° *Formation d'un massif cellulaire*

a) *Crête faciale.* — La région présomptive de la crête faciale, entre les ébauches antennaires, subit un remaniement important. Après la dévagination de la vésicule céphalique, les ébauches antennaires ont une position très latérale. Elles se rapprochent l'une de l'autre progressivement pour occuper leur emplacement définitif vingt-trois heures plus tard. La largeur de l'espace interantennaire passe alors de 1,63 mm à 0,15 mm; donc, en vingt-trois heures, la largeur de l'espace interantennaire est réduite au dixième de sa valeur initiale (fig. 6, courbe a). Une comparaison des variations du nombre *total* de noyaux et du nombre de noyaux *par millimètre* à un niveau défini de la région interantennaire nous permettra de voir les modalités de ce rétrécissement.

Pendant toute la durée du rétrécissement, c'est-à-dire entre trente-sept heures et cinquante-quatre à cinquante-six heures après la formation du puparium, le nombre de noyaux *par millimètre* augmente sensiblement : il triple (fig. 6, courbe b).

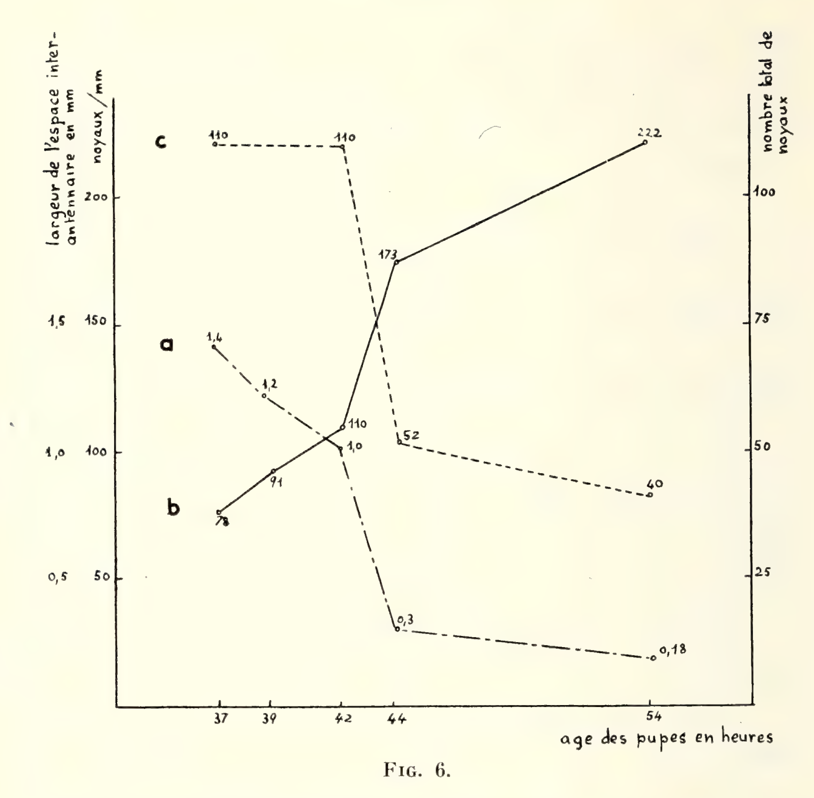


Fig. 6.

a : courbe montrant le rétrécissement interantennaire; *b* : courbe du nombre de noyaux *par millimètre* (sur coupe transversale passant au niveau de l'insertion de l'arista); *c* : courbe du nombre *total* de noyaux (idem.).

Cette augmentation de la densité des noyaux ne peut être due à une activité mitotique car le nombre *total* de noyaux ne s'accroît pas (fig. 6, courbe c). Corrélativement, nous ne trouvons aucune mitose au niveau de l'espace interantennaire. Cette augmentation de la densité ne peut s'expliquer que par un tassement des cellules.

Ce tassement cellulaire ne se produit pas d'une manière régulière mais il est particulièrement important entre quarante-deux et quarante-quatre heures après la formation du puparium (fig. 6, courbe b). Il est alors accompagné de la dégénérescence de certains des noyaux, comme l'indique la présence de noyaux pycnotiques dans l'épiderme interantennaire d'une pupe de quarante-quatre heures. Ceci est confirmé par la diminution brusque du nombre *total* de noyaux de l'espace interantennaire (fig. 6, courbe c).

Au cours de ce tassement se forme le massif de cellules à partir duquel s'édifiera la crête faciale. Les cellules montrent des changements caractéristiques : après la dévagination de la vésicule céphalique, l'épiderme interantennaire est d'aspect banal : il est plat, les noyaux occupent presque toute son épaisseur. Au début du tassement, les cellules (ou les énergides) commencent à s'étirer tout en diminuant de largeur. Du côté de la membrane basale, elles sont parfois très espacées les unes des autres; ainsi, en de nombreux endroits, la membrane basale est libre, sans attaches avec le cytoplasme. Les cellules toujours très étirées se rapprochent davantage les unes des autres et se serrent au point que leurs noyaux se répartissent à des niveaux différents.

b) *Bourrelet ptilinal.* — Au-dessus des ébauches antennaires, apparaît un bourrelet dans les pupes de quarante-six à quarante-huit heures. Le sac ptilinal se différenciera à partir de ce dernier. L'emplacement du bourrelet ptilinal ne peut être délimité qu'approximativement, aussi n'est-il pas possible d'examiner avec exactitude les modalités de sa formation; elles paraissent cependant être les mêmes que dans le cas du massif cellulaire de la crête faciale : en effet, au cours de la formation du bourrelet ptilinal, les cellules présentent les mêmes changements d'aspect que ceux observés au cours du rétrécissement de l'espace interantennaire : il y a étirement progressif puis tassement des cellules. Ces changements un peu plus précoces et prononcés dans le cas du bourrelet ptilinal coïncident avec un rétrécissement de la région sus-antennaire où apparaîtra ce dernier. Nous pouvons donc penser qu'au cours de sa formation, il y a tassement cellulaire; mais des multiplications cellulaires interviennent également puisque des mitoses apparaissent dans les pupes de quarante-trois heures au niveau du bourrelet ptilinal.

2° *Différenciation de la crête faciale et du ptilinum*

A partir de ces deux régions épidermiques épaissies, la crête faciale et le ptilinum vont se modeler.

a) *Crête faciale.* — Dans la région interantennaire, le massif épidermique garde le même aspect jusqu'au cinquième jour de la pupaison. A ce moment, il y a de nouveau étirement des cellules épidermiques. Cet étirement commence dans la région médiane du massif épidermique, puis s'étend pro-

gressivement vers les parties latérales : une crête saillante se forme; c'est la crête faciale. En même temps, les noyaux émigrent vers la périphérie, dans un cytoplasme qui reste plus dense. Le cytoplasme profond se désagrège puis disparaît. Une nouvelle membrane basale limite la partie épidermique restante.

b) *Ptilinum.* — Dès le quatrième jour de la pupaison, le bourrelet ptilinal commence à s'invaginer sous le vertex; en même temps, l'ébauche s'étale progressivement. L'étalement commence au voisinage du vertex, puis s'étend peu à peu dans toute l'ébauche. Au niveau de l'étalement, les cellules allongées et serrées se raccourcissent en même temps qu'elles s'élargissent. Les cellules reprennent alors l'aspect qu'elles avaient après la dévagination de la vésicule céphalique : celui d'un épiderme banal et unistratifié.

3° *Conclusion*

La morphogenèse du sac ptilinal et celle de la crête faciale présentent donc de grandes analogies; elles se font en deux étapes. En premier lieu, il y a tassement cellulaire, accompagné de multiplications cellulaires dans le cas de l'ébauche ptilinale. Il se forme ainsi un massif épidermique épais. Par suite du tassement des cellules, la forme générale de la tête est modifiée : les ébauches antennaires, d'abord latérales, se rapprochent l'une de l'autre et toute la région au-dessus des antennes se rétrécit. A partir de ces massifs se modèlent ensuite la crête faciale et le ptilinum suivant des modalités différentes : étirement des cellules avec dégénérescence partielle du cytoplasme dans le cas de la crête faciale, simple étalement des cellules dans le cas du ptilinum. Pendant cette deuxième étape, les changements de forme n'intéressent que l'ébauche du ptilinum et celle de la crête faciale.

Nous devons noter la plasticité remarquable des cellules épidermiques au cours de la morphogenèse de la tête. Déjà pendant la formation de la vésicule céphalique, les cellules des sacs frontaux montrent une possibilité très grande de changement de forme. Ces modifications d'aspect des cellules épidermiques jouent un rôle particulièrement important au cours de la morphogenèse de la crête faciale et du ptilinum.

II. — DÉTERMINATION DES DISQUES IMAGINAUX CÉPHALIQUES

Au cours du développement des organes de l'imago, se posent les problèmes classiques d'embryologie. L'état de détermination des disques imaginaux a été une des questions les plus étudiées.

En irradiant aux ultra-violets des embryons de *Drosophila*, Geigy, en 1931, avait montré l'existence, au début de la vie embryonnaire, d'une double détermination intéressant successivement dans le temps les organes larvaires puis les disques imaginaux. On avait admis alors que la détermination des disques imaginaux des Diptères était établie très précocement d'une manière définitive. On pensait que les ébauches imaginales étaient incapables de régulation et que leur sort ne pouvait être modifié. Une nouvelle confirmation expérimentale de cette conception semblait pouvoir être tirée des recherches publiées par Bodenstein en 1941 : des disques imaginaux de pattes partagés en deux à la fin de la vie larvaire ne complètent pas la moitié perdue.

Cette interprétation d'une détermination définitive des ébauches imaginales a été modifiée par des données plus récentes. Nous nous bornerons ici à l'exposé des recherches faites sur les disques imaginaux céphaliques; celles-ci se sont faites dans deux directions : d'une part on a recherché les possibilités de régulation; d'autre part on a essayé de modifier le sort des ébauches. En s'appuyant sur les résultats acquis par les expériences classiques d'embryologie (fragmentation, irradiation), quelques essais furent tentés pour expliquer l'action des gènes sur le développement.

A. — Possibilités de régulation

Vogt (1946) divisa le sac frontal chez la larve de *Drosophila Hydei* en deux ou plusieurs parties. Elle montra ainsi qu'il est formé de champs d'organes séparés précocement au cours de la vie larvaire : déjà à la fin du deuxième stade larvaire, dans le sac frontal existent des territoires qui fournissent uniquement soit des facettes oculaires et de l'épiderme céphalique, soit des ocelles, soit une antenne, soit un palpe.

Mais ces champs d'organes sont encore capables de régu-

lation : lorsqu'ils sont sectionnés en deux, chaque moitié se réorganise en un nouveau champ; il en résulte alors une duplication d'organes. Les possibilités de régulation diminuent pendant le dernier stade larvaire, mais plus ou moins rapidement suivant les différentes ébauches.

Ces expériences directes montrent donc que les disques imaginaux sont encore capables de régulation pendant une grande partie de la vie larvaire.

Vogt (1947 a) obtint chez les mutants Deformed-recessive-Luërs, dans certaines conditions de température, des duplications d'antennes ou de palpes. Ces conditions de température agissent uniquement lorsque les ébauches céphaliques sont encore capables de régulation. Selon Vogt, la présence de duplications antennaires pourrait, dans ce cas, s'expliquer par une action du gène muté sur les processus de croissance de l'ébauche antennaire.

B. — Modifications du sort des ébauches

Waddington montra que le sort des ébauches imaginales pouvait être modifié expérimentalement au cours de la vie larvaire : des larves de *Drosophila* traitées par de fortes doses de rayons X au début du troisième stade donnent des mouches anormales : en particulier, chez certaines, un palpe ou une antenne s'était développé aux dépens du territoire oculaire.

Chez les mutants Aristopedia (ss^a) de la Drosophile, l'ébauche de l'arista se développe habituellement en un tarse. Vogt (1947 b) remarqua que l'ébauche présente alors pendant le dernier stade larvaire une croissance plus importante que chez la forme sauvage. Aussi, la question suivante se pose-t-elle : un arrêt artificiel de la croissance de l'ébauche chez un individu aristopedia aura-t-il comme conséquence le développement d'une arista à la place du tarse antennaire ? Vogt inhibe la croissance de l'ébauche par un traitement à la colchicine et obtint alors des aristas plus ou moins bien formées. La différenciation de l'antenne aristopedia est donc déviée dans le sens d'une arista. « L'action du gène ss^a consisterait-elle en une accélération non spécifique de la croissance de l'ébauche de l'arista ? » (Vogt 1947 b).

Chevais (1943) a montré que, chez *Drosophila,* de l'épiderme céphalique présomptif peut se développer en ommatidies : chez les mutants Bar, les imagos ont normalement

des yeux de taille réduite; mais celle-ci peut être augmentée par l'injection, chez la larve, d'une substance « Anti-bar ». Cette substance serait largement répandue dans l'ordre des Insectes. Selon CHEVAIS, la mutation Bar provoquerait la réduction de la taille de l'œil en inhibant la production de cette substance.

C. — CONCLUSION

L'ensemble de ces expériences montre que la détermination des ébauches céphaliques n'est pas définitive pendant une partie de la vie larvaire; elles sont encore capables de régulation; leur sort peut être modifié. Des résultats identiques ont été trouvés pour d'autres ébauches imaginales, en particulier par HADORN pour le disque imaginal génital chez *Drosophila melanogaster*. L'action des gènes ne peut évidemment avoir lieu qu'avant la détermination complète de l'ébauche, mais on n'a encore que peu de lumière sur la façon dont ils agissent.

III. — CONCLUSION

Les disques imaginaux présentent les mêmes propriétés morphogénétiques que les ébauches des organes au cours du développement embryonnaire chez les Vertébrés : ils sont formés de champs d'organes qui se divisent progressivement au cours de la vie larvaire en champs partiels. De plus, il semble intéressant de remarquer que le développement post-embryonnaire des Diptères supérieurs concorde également avec les connaissances actuelles sur la métamorphose en général : en effet, les disques imaginaux doivent avoir atteint une certaine maturité, une certaine taille pour réagir aux modifications hormonales (BODENSTEIN, 1943). Les ébauches subissent alors une période de morphogenèse et de différenciation.

Nos connaissances sont, par contre, encore réduites sur les interactions qui doivent exister à ce moment là, entre les différentes ébauches ou sur les facteurs qui interviennent au cours de la différenciation des organes imaginaux des Diptères. Nous savons cependant (SCHOELLER, 1956 b) que la différenciation des organes sensoriels antennaires est conditionnée par l'innervation.

Laboratoire de Zoologie,
40, rue Lamartine, Talence (Gironde)

BIBLIOGRAPHIE

1941. Bodenstein (D.). — Investigations on the problem of metamorphosis. VIII. Studies on leg determination in insects. *J. exp. Zool.*, **87**, 31-53.

1943. Bodenstein (D.). — Hormones and tissu competence in the development of *Drosophila*. *Biol. Bull.*, **84**, 34-58.

1943. Chevais. (S.). — Déterminisme de la taille de l'œil chez le mutant *Bar* de la Drosophile. Intervention d'une substance diffusible spécifique. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **77**, 295-364.

1931. Geigy (R.). — Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. *Arch. Entw. mech.*, **125**, 406-447.

1949. Hadorn (E.), Bertani (G.) & Gallera (J.). — Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen genital-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster*. *Wilhelm Roux'Arch.*, **144**, n° 1, 31-70.

1910. Perez (C.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides *(Calliphora erythrocephala* Mg.). *Arch. Zool. expér.* (5), **4**, 1-274.

1956 a. Schoeller (J.). — Contribution à l'étude de l'évolution de la région faciale chez *Calliphora erythrocephala* Mg. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **90**, 320-334.

1956 b. Schoeller (J.). — Influence du mode d'innervation sur la différenciation du disque imaginal antennaire chez *Calliphora erythrocephala* Meig. (Diptère Cyclorrhaphe). *C. R. Acad. Sc.*, **243**, 427-429.

1924. Snodgrass (R. E.). — Anatomy and metamorphosis of the apple maggot, *Rhagoletis pomonella* Walsh. *J. Agri. Res.*, **28**, 1-36.

1953. Snodgrass (R. E.). — The metamorphosis of a fly's head. *Smiths. Miscell. Coll.*, **122**, n° 3, 1-25.

1889. Van Rees (J.). — Beitrage zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. *Zool. Jahrb. (Anat)*, **3**, 1-134.

1946. Vogt (M.). — Zur labilen Determination der Imaginalscheiben von *Drosophila*. I/Verhalten verschiedenaltriger Imaginalanlagen bei operativer Defektsetzung. *Biol. Zentralbl.*, **65**, 223-238.

1947 a. Vogt (M.). — Zur labilen Determination der Imaginalscheiben von *Drosophila*. III/Analyse der Manifestierungsbedingungen sowie der Wirkungsweise der zu Antennen-und Palpusverdoppelungen führenden Genmutation Deformed-recessive-Lüers (Dfd^{r-l}). *Biol. Zentralbl.*, **66**, 81-105.

1947 b. Vogt (M.). — Beeinflussung der Antennendifferenzierung durch Colchicin bei der *Drosophila*-mutante *Aristopedia*. *Experentia*, **3**, 156-157.

1942. Waddington (C. H.). — Growth and determination in the development of *Drosophila*. *Nature*, **149**, 264-265.

1914. Wahl (B.). — Über die Kopfbildung Cyclorhapher Dipterenlarven und die Postembryonale Entwicklung des Fliegenkopfes. *Arb. Zool. Inst. Univ. Wien.*, **20**, 159-272.

DES SUBSTANCES CARCINO-INHIBITRICES SONT-ELLES ÉLABORÉES AU COURS DE LA MÉTAMORPHOSE ?

Par Violaine WAUTIER et Jacques WAUTIER

Nous voudrions attirer l'attention, dans les lignes qui suivent, sur une particularité encore mal connue des organismes en cours de métamorphose. Les observations faites chez certains Insectes et les quelques expériences entreprises d'une part chez la Drosophile par nous, d'autre part chez la Grenouille par HELFF aux Etats-Unis, permettent en effet de penser que des substances carcino-inhibitrices, actives vis-à-vis des tumeurs de Mammifères, sont élaborées à l'occasion de la crise métamorphotique.

I. — MÉTAMORPHOSE DES INSECTES ET CARCINO-INHIBITION

Nous avons eu l'occasion de montrer que les tumeurs spontanées des Invertébrés sont très rares (WAUTIER, 1953; WAUTIER et WAUTIER, 1953, 1955). La plupart des cas ont été observés chez des Insectes. Parmi ceux-ci, deux se révèlent particulièrement intéressants : le processus néoplasique provoqué chez certaines larves d'Ephémères par un ectoparasite et les tumeurs héréditaires de la Drosophile. C'est, en effet, chez ces deux animaux que les tumeurs semblent le plus se rapprocher, par certains caractères, des véritables tumeurs malignes. Mais surtout, dans les deux cas, la tumeur qui apparaît et se développe chez la larve voit son évolution se modifier pendant la métamorphose : lorsque celle-ci se produit, non seulement les éléments tumoraux cessent de proliférer, mais, en outre, les productions néoplasiques régressent et, parfois même, disparaissent complètement.

Chez les larves de *Rhithrogena semicolorata,* CODRÉANU (1939) a montré que la présence, sous les fourreaux alaires, de la larve du Diptère *Symbiocladius rhithrogenæ (Chironomidæ),* qui perce de ses mandibules les téguments de l'hôte, déterminait la production d'une tumeur locale à laquelle

succède un état leucémique résultant de la dispersion dans le sang des macronucléaires tumoraux. Or, au début de la nymphose, la tumeur thoracique dégénère tandis que les macronucléaires du sang cessent de se multiplier et évoluent en micronucléaires incapables de division. La larve meurt sans parvenir à donner la subimago, ses réserves adipeuses épuisées par la prolifération des cellules tumorales. Il n'en demeure pas moins qu'il est intervenu, au préalable, un mécanisme qui a inhibé le processus néoplasique au point de faire disparaître les productions tumorales.

Chez la Drosophile, I. T. Wilson observait dès 1924, dans deux lignées différentes, la régression des tumeurs développées chez la larve. Lors de la pupaison, les cellules tumorales sont détruites par histolyse; chez l'adulte, les tumeurs ne contiennent plus que du pigment. Remarquant que les massifs tumoraux sont issus de cellules imaginales et non de tissus larvaires normalement voués à la destruction lors de l'histolyse métamorphotique, l'auteur suggère que la pupe produit peut-être quelque substance chimique agissant de façon spécifique sur le tissu tumoral.

En 1940, E. Russel compare l'évolution tumorale dans une lignée à tumeurs malignes dérivée de la célèbre souche « lethal 7 » et dans cinq lignées à tumeurs bénignes. Les larves tumorales de la lignée maligne meurent avant la pupaison. Les larves des lignées bénignes entrent en pupaison; mais chez la pupe âgée et chez l'adulte, toutes les cellules tumorales ont disparu, seul subsiste un dépôt de mélanine. E. Russel a aussi greffé des tumeurs de la souche maligne à des larves de Drosophile appartenant à des lignées non tumorales. La prolifération des tumeurs greffées se poursuit normalement chez la larve, mais cesse brusquement pendant la pupaison. Ici encore, chez la pupe âgée et chez l'adulte, les cellules tumorales ont disparu et sont remplacées par un dépôt de mélanine. Pour E. Russel, toutes les tumeurs de la Drosophile sont bénignes; c'est peut-être la pupaison qui les empêche de devenir malignes.



Si une substance carcino-inhibitrice, active vis-à-vis des tumeurs de l'Insecte, est élaborée au cours de la métamorphose, en particulier par la pupe de la Drosophile, on peut

se demander si cette substance ne serait pas également capable d'exercer son influence sur les tumeurs malignes des Mammifères.

C'est cette possibilité que nous essayons de vérifier dans une série d'expériences poursuivies sur des Souris affectées d'adénocarcinome mammaire spontané, avec des extraits de Drosophile en cours de métamorphose ou proches de la métamorphose.

Les Souris utilisées appartiennent à la sous-lignée L/Wt, à très fort pourcentage de cancers mammaires, que nous entretenons au laboratoire depuis plusieurs années (WAUTIER et WAUTIER, 1956 a, 1957 a). Les Drosophiles utilisées pour la préparation des extraits proviennent de notre élevage de la lignée sauvage Oregon R conduit à 25° C. Dans toutes les expériences, des souris porteuses de tumeurs subissent chaque semaine une injection sous-cutanée d'extrait total, fraîchement préparé, en solution de Tyrode non glucosé [1].

Nous avons utilisé jusqu'à présent des extraits préparés à partir de Drosophiles à trois stades de développement :

— Larves de troisième stade âgées (cent quatorze à cent vingt heures, c'est-à-dire de la montée des asticots à la formation du puparium) ;

— Pupes à puparium coloré (cent vingt et une heures et plus, couvrant la période de pupaison proprement dite marquée par la sortie du complexe céphalique, des ailes et des pattes et le rejet des pièces buccales larvaires) ;

— Imagos (deux cent quatorze heures et plus).

Influence des extraits de pupes

La durée moyenne d'évolution des tumeurs, c'est-à-dire le laps de temps qui s'écoule entre leur apparition et la mort de l'animal, est notablement augmentée par rapport à celle des témoins (WAUTIER et WAUTIER, 1956 b). Chez les animaux traités, cette durée a, en effet, été portée de quarante-deux jours à soixante-dix-huit jours, soit une augmentation de 85 % (quatre-vingt-deux jours et 95 % dans une deuxième série non encore publiée). Pour aucun des animaux traités la durée d'évolution n'a été inférieure à la durée moyenne chez les témoins. Chez 5 sujets sur 12, la durée individuelle

---

(1) On trouvera dans les publications mentionnées à l'index bibliographique l'exposé des techniques utilisées et le détail des résultats obtenus.

d'évolution dépasse largement la valeur maximum de quatre-vingt-un jours observée chez les témoins au cours de sept années. Pour les témoins, les durées d'évolution ont varié entre seize et quatre-vingt-un jours; pour les animaux traités, entre quarante et un et cent trente-quatre jours.

La vitesse de croissance est exprimée par la « constante *a* » de Dobrovolskaïa-Zavadskaïa et Nekhorocheff. C'est l'accroissement journalier, en mm, du diamètre moyen de la tumeur. Pour la première tumeur apparue chez les animaux traités, la valeur moyenne de l'indice *a* est + 0,026 contre + 0,45 pour les témoins. La réduction de la vitesse moyenne de croissance dépasse donc 90 %. Pour l'ensemble des tumeurs apparues, la valeur de *a* devient égale à — 0,015, ce qui indique une légère décroissance tissulaire. Ce qui paraît le plus frappant lorsque l'on examine la variation de l'indice de croissance chez un même animal, c'est la succession irrégulière des valeurs de *a* qui passent fréquemment, d'une semaine à la suivante, d'une valeur positive exprimant un accroissement de la tumeur, à une valeur négative correspondant à une diminution. Ces oscillations paraissent bien traduire la lutte entre la tendance naturelle de la tumeur à proliférer et une influence inhibitrice de l'extrait de pupes.

Enfin, les dimensions des tumeurs sont inférieures à celles observées chez les animaux témoins et le maximum de développement se place, non plus à la fin de l'évolution, comme c'est le cas pour les tumeurs abandonnées à leur évolution naturelle, mais au cours du traitement.

Nous avons d'autre part essayé d'administrer des pupes fraîches, simplement ajoutées vivantes à la nourriture des animaux (Wautier et Wautier, 1956 d). L'influence carcino-inhibitrice est beaucoup moins marquée. La durée moyenne d'évolution (soixante et un jours) dépasse seulement de 45 % celle des témoins; l'indice de croissance (+ 0,25) est réduit dans les mêmes proportions, mais la taille finalement atteinte par les tumeurs est du même ordre que chez les témoins.

Influence des extraits d'imagos

Nous n'avons pas retrouvé chez les individus tumoraux traités par des extraits d'imagos les réactions qui permettraient de conclure à la persistance chez l'adulte de la Drosophile des propriétés carcino-inhibitrices manifestées par la pupe (Wautier et Wautier, 1956 c). La durée moyenne d'évolution des tumeurs n'est pas modifiée de façon significative;

l'indice de croissance demeure inchangé (0,46 contre 0,45). La croissance des tumeurs n'est pas coupée de périodes de ralentissement ou de réduction.

Il faut mentionner ici, à propos des imagos, l'unique travail, en dehors de nos recherches, concernant l'injection d'un extrait d'Insecte à des Mammifères atteints de tumeurs, bien que n'y apparaisse aucune préoccupation ayant trait à la métamorphose. BALAZUC (1956) a traité, par voie sous-cutanée, des Souris de la souche A/He Jax à épithéliomas mammaires tubulo-acineux avec des extraits concentrés de l'Hémiptère *Pyrrhocoris apterus*. L'auteur note, dès les premiers jours suivant l'injection, un accroissement soudain de la tumeur qui prend une teinte ecchymotique. Vers la vingt-quatrième heure apparaissent des foyers de nécrose puis, à partir de la quarante-huitième heure, un infiltrat hémorragique dont l'importance croît avec la concentration de l'extrait utilisé et qui conduit à une dislocation des formations épithélio-conjonctivales. « Cette dislocation, écrit BALAZUC, va jusqu'à une véritable dissociation des éléments épithéliaux et semble provoquer leur nécrose. Ces lésions sont propres au foyer cancéreux et ne s'observent dans aucun organe sain. » L'auteur ne donne malheureusement aucune indication sur l'évolution ultérieure des tumeurs et le sort des animaux traités.

Une évolution hémorragique des tumeurs traitées s'observe également dans nos expériences, quel que soit l'âge des Drosophiles ayant servi à préparer les extraits. Cette évolution survient chez 90 % des animaux traités alors qu'elle est peu fréquente chez les animaux témoins. Notons encore que l'état hémorragique qui n'apparaît que peu de temps avant la mort chez les témoins, s'établit de façon beaucoup plus précoce chez les animaux traités où il couvre une période qui peut atteindre les deux tiers de la durée totale de l'évolution.

Enfin, nous n'avons jamais constaté l'accroissement soudain de la masse tumorale observé par BALAZUC dans les premiers jours du traitement.

Influence des extraits de larves âgées

Les extraits préparés avec des larves proches de la pupaison (larves de cent quatorze à cent vingt heures) présentent une certaine activité sur l'évolution tumorale (WAUTIER et WAUTIER, 1957 b). La durée moyenne d'évolution a été de soixante-treize jours, soit une augmentation de 78 % par rapport aux témoins. L'indice moyen de croissance accuse

une réduction de 50 % (0,22 contre 0,45). Chez un certain nombre d'animaux, l'évolution de la première tumeur apparue a été suivie pendant une période de contrôle de deux à trois semaines précédant le traitement. Chez tous l'indice de croissance s'est abaissé pendant le traitement; cette réduction de l'indice *a* a été de 16 à 81 % (réduction moyenne : 64 %).

L'activité des extraits de larves âgées est donc moindre que celle des extraits de pupes, comme le montre encore le fait que sur 22 tumeurs en traitement, 8 seulement ont eu des indices de croissance inférieurs à ceux des témoins. Enfin, cette moindre activité se traduit aussi par le petit nombre des valeurs négatives observées dans la série des indices hebdomadaires de croissance.

En résumé, d'après nos premières recherches et si l'on considère seulement les deux caractéristiques majeures de l'évolution tumorale, on observe :

— Une augmentation de la durée moyenne d'évolution qui, notable avec l'extrait de larves âgées (78 %), atteint son maximum (85 à 95 %) avec l'extrait de pupes pour devenir négligeable avec l'extrait d'imagos;

— Une réduction de l'indice moyen d'accroissement des tumeurs qui, égale à 50 % avec l'extrait de larves âgées, s'élève à plus de 90 % avec l'extrait de pupes et ne se manifeste plus avec l'extrait d'imagos.

Les propriétés carcino-inhibitrices ne persistent pas chez l'adulte, mais elles sont déjà manifestes chez la larve de cent quatorze à cent vingt heures. On peut penser que la substance responsable de la carcino-inhibition commence à être élaborée à l'approche de la crise métamorphotique, atteint son maximum pendant la métamorphose et disparaît ou bien perd son activité chez l'adulte. Nous n'avons pas encore travaillé avec les larves de premier et de deuxième stade. Nous ne pouvons encore rien dire quant à l'origine et à la nature de la substance ou des substances responsables. Cependant, d'après quelques expériences préliminaires, encore non publiées, où nous avons utilisé des moitiés de pupes, il semble que la région antérieure où se trouve localisé l'anneau de Weissman soit plus active.

II. — Métamorphose des amphibiens et carcino-inhibition

Si l'on se réfère à l'excellente mise au point de Lucké et Schlumberger (1949), une assez grande variété de tumeurs spontanées ont été rencontrées chez les Anoures, presque

toutes dans la famille des *Ranidæ*. Il s'agit tantôt de tumeurs épithéliales (adénomes et adénocarcinomes des glandes cutanées, carcinomes de l'ovaire, du foie ou du rein), tantôt de sarcomes. Ces tumeurs ont été observées chez des adultes. A l'état larvaire, un seul cas de néoplasie spontanée est cité : celui d'un gros têtard de *Rana clamitans* présentant un myxome (Lucké, 1937). Nous n'avons pas trouvé mention dans la littérature postérieure à 1949 d'autres cas de tumeur spontanée intéressant un têtard d'Anoure.

Le carcinome du rein de *Rana pipiens* a été l'objet, de la part de Briggs (1942) et de Briggs et Grant (1943), d'expériences de greffe à des têtards de la même espèce. Environ 23 % des transplantations effectuées sur 163 têtards, en des localisations variées, ont réussi. La croissance de la tumeur greffée n'est pas inhibée et sa structure n'est pas modifiée par le milieu larvaire. Les têtards qui avaient subi l'implantation dans les organes profonds (foie, tissu périrénal, etc...) ont dû être sacrifiés avant la métamorphose pour le contrôle histologique. C'est seulement pour les larves ayant reçu les greffons dans le tissu sous-cutané que Briggs a pu observer les effets de la métamorphose sur les tumeurs. Chez les animaux qui survécurent à la crise métamorphotique, les tumeurs persistèrent sans subir de modifications. Seuls les greffons implantés dans la nageoire caudale, qui croissent normalement chez le têtard, régressèrent rapidement à l'approche de la métamorphose. La régression s'accompagne de l'accumulation, autour de la tumeur, de cellules mésenchymateuses fusiformes. Elle paraît indépendante du mécanisme responsable de la métamorphose car elle a lieu également chez des têtards qui, ayant subi la thyroïdectomie et l'hypophysectomie, ne se métamorphosent pas. Briggs a pourtant observé deux cas où des implants situés dans la région caudale n'ont pas régressé, la tumeur continuant de grossir. Il s'agissait d'une part d'un têtard ayant subi l'ablation de l'hypophyse, d'autre part d'un têtard normal dont la tumeur survécut à la métamorphose et continua de se développer jusqu'à la mort de la Grenouille survenue soixante-quinze jours plus tard. Pour Lucké, il y aurait là un argument tendant à prouver que les facteurs qui causent la résorption des tissus de la queue lors de la métamorphose n'exercent aucune influence destructive sur les tumeurs greffées.

Lecamp et Delsol (1947), par injection de 3-4-benzopyrène en solution huileuse dans la cavité générale de têtards de

Crapaud accoucheur ayant subi l'ablation totale d'un bourgeon de membre postérieur, n'ont pas observé d'action cancérigène sur le membre en régénération. Il a seulement été noté, dans quelques cas, un empêchement de la régénération. L'autopsie pratiquée après la métamorphose n'a révélé de tumeurs dans aucun organe. La métamorphose s'est déroulée normalement, dans les délais habituels.

Chez les Urodèles, le cas des Axolotls mérite d'être cité. Des mélanomes, probablement héréditaires et dont la greffe en série a été obtenue, ont été décrits chez *Siredon mexicanum* par Sheremetieva et Brunst en 1932. La souche tumorale a malheureusement péri lors de la dernière guerre. Il eût été intéressant de voir ce que seraient devenues les tumeurs lors d'une métamorphose provoquée des Axolotls en Amblystomes.

*
**

Partant de l'idée que des tissus en dégénérescence peuvent, peut-être, renfermer des substances qui s'opposent au développement ou au maintien du tissu tumoral, Helff (1948) essaie sur des tumeurs spontanées de Souris l'action d'extraits de peau de la queue de têtard en voie de résorption, puis (1955) celle de muscle caudal et de branchie également en cours d'histolyse. Les têtards appartiennent aux espèces *Rana catesbeiana* et *R. clamitans*. Les Souris sont des animaux à tumeurs mammaires spontanées (lignée CF_1). Les extraits acides neutralisés (acide chlorhydrique puis bicarbonate de soude) sont injectés directement dans la tumeur, tous les deux jours.

Les extraits de peau de la queue déterminent, dans les douze jours, une réduction des dimensions de la tumeur de l'ordre de 30 %. Dans la suite, un certain nombre de tumeurs régressent complètement.

Les extraits de muscle caudal ne provoquent aucune régression et paraissent donc dépourvus de tout pouvoir carcino-inhibiteur.

Les extraits de branchie en histolyse seraient un peu plus actifs que les extraits de peau; la réduction est, en moyenne, de 38 %; 7 tumeurs sur 11 disparurent complètement par la suite.

La solution acide neutralisée de contrôle présente par elle-même, en l'absence de tout extrait tissulaire, une certaine activité. Elle se montre capable d'entraîner une réduction des

dimensions tumorales atteignant parfois 40 % (1948), sans jamais conduire, cependant, à la résorption complète. Dans les résultats publiés en 1955, l'influence réductrice de la solution de contrôle est notablement plus faible et Helff conclut que les extraits de branchie de larves d'Anoures en cours d'histolyse, comme ceux de peau de la queue, contiennent une ou plusieurs substances oncolytiques qui exercent une influence inhibitrice sur les tumeurs mammaires spontanées de la Souris.



Les expériences que nous poursuivons actuellement sur la Drosophile permettent de penser que les Insectes élaborent à l'occasion de la métamorphose quelque substance douée de propriétés carcino-inhibitrices vis-à-vis des tumeurs spontanées de la Souris.

Les expériences poursuivies par Helff sur les têtards de Grenouille paraissent, elles aussi, indiquer que certains tissus des larves d'Amphibiens en cours de métamorphose présentent des propriétés carcino-inhibitrices vis-à-vis des tumeurs spontanées de la Souris.

Dans l'état actuel de ces recherches, il n'est pas encore possible de dire si les propriétés antitumorales de nos extraits d'Insecte et des extraits d'Amphibiens de Helff sont liées aux activités ergonales qui interviennent dans la métamorphose ou bien si elles sont le résultat de l'état d'histolyse des tissus pendant la crise métamorphotique.

(Laboratoire de Zoologie générale, Faculté des Sciences, Lyon.)

Travaux cités

Balazuc (J.), 1956. — Action d'un extrait de l'Insecte Hémiptère *Pyrrhocoris apterus* Linné sur le cancer mammaire de la Souris. *Bull. et Mém. Soc. Médecine Paris,* CLX, pp. 54-57.

Briggs (R.), 1942. — Transplantation of Kidney Carcinoma from Adult Frogs to Tadpoles. *Cancer Research,* **2,** 309-323.

Briggs (R.) & Grant (R.), 1943. — Growth and Regression of Frog Kidney Carcinoma Transplanted into the Tales of Permanent and Normal Tadpoles. *Cancer Research,* **3,** 613-620.

Codréanu (R.), 1939. — Recherches biologiques sur un Chironomide, *Symbiocladius rhithrogenæ* (Zavr.), ectoparasite « cancérigène » des Ephémères torrenticoles. *Arch. Zool. Exp.,* **81,** 1-283.

Helff (O. M.), 1948. — Regression and reabsorption of mammary tumors by extracts of degenerating Amphibian skin. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.,* **69,** 336-338.

HELFF (O. M.), 1955. — Mammary tumor regression by extracts of histolyzed Amphibian skin and gills. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, **88**, 315-317.

LECAMP (M.) & DELSOL (M.), 1947. — Influence du benzopyrène sur la régénération des ébauches de membre chez le têtard de Crapaud accoucheur. *C. R. Ac. Sc.*, **224**, 499-501.

LUCKÉ (B.), 1937. — *Arch. Path.*, **23**, 292.

LUCKÉ (B.) & SCHLUMBERGER (H. G.), 1949. — Neoplasia in cold-blooded Vertebrates. *Physiol. Rev.*, **29**, 91-126.

RUSSELL (E. S.), 1940. — A comparison of benign and « malignant » tumors in *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Zool.*, **84**, 363-384.

SHEREMETIEVIA-BRUNST (E. A.) & BRUNST (V. V.), 1948. — The Biology of Melanomas. *Spec. Publ. New York Ac. Sc.*, **4**, 269.

TWEEDELL (K. S.), 1955. — Adaptation of an Amphibian renal carcinoma in kindred races. *Cancer Research*, **15**, 410-418.

WAUTIER (J.), 1953. — La tumorogénèse spontanée chez les Invertébrés. Sa signification. *Proc. XIV Intern. Cong. Zool., Copenhagen*, pp. 235-236

WAUTIER (V.) & WAUTIER (J.), 1953. — Le cancer et les Invertébrés. Première partie : réactions tumorales naturelles. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **22**, 67-96.

WAUTIER (V.) & WAUTIER (J.), 1955. — Le cancer et les Invertébrés. Réactions tumorales naturelles chez des Invertébrés. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **24**, 214-216.

WAUTIER (V.) & WAUTIER (J.), 1956, a. — Données numériques sur l'adénocarcinome mammaire spontané chez les Souris de la lignée L/Wt. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **25**, 25-31 et 36-40.

WAUTIER (V.) & WAUTIER (J.), 1956, b. — Action d'extraits de pupes de Drosophile sur l'évolution de l'adénocarcinome mammaire spontané de la Souris. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **25**, 116-124.

WAUTIER (V.) & WAUTIER (J.), 1956, c. — Injection d'extraits de Drosophile adulte à des Souris affectées d'adénocarcinome mammaire spontané. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **25**, 140-141.

WAUTIER (V.) & WAUTIER (J.), 1956, d. — Addition de pupes de Drosophile au régime alimentaire de Souris affectées d'adénocarcinome mammaire spontané. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **25**, 171-173.

WAUTIER (V.) & WAUTIER (J.), 1957, a. — Modifications survenues dans les caractéristiques de la lignée de Souris cancéreuses L/Wt. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **26**, 75-77.

WAUTIER (V.) & WAUTIER (J.), 1957, b. — Injection d'extraits de larves âgées de Drosophile à des Souris affectées d'adénocarcinome mammaire spontané. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **26**, 5-8.

WILSON (I. T.), 1924. — Two new hereditary tumors in *Drosophila*. *Genetics*, **9**, 342-362.

DISCUSSION

M. WURMBACH. — Avez-vous examiné si les tumeurs traitées avec les extraits en question montrent une tendance histolytique ou une tendance différentiatrice ?

M. WAUTIER. — L'étude histologique n'est encore qu'ébauchée. L'infiltration hémorragique est beaucoup plus précoce dans les tumeurs traitées que dans les tumeurs abandonnées à leur évolution naturelle.

M. Schvester. — Est-il possible d'estimer une correspondance entre les doses de substance active, par administration de pupes *per os* d'une part, et par injection d'extrait de pupes de l'autre ?

M. Wautier. — Non. Les Souris ayant reçu des pupes *per os* en ont reçu en plus de leur régime normal des quantités très variables (15 à 100 pupes). Ces variations ne se sont pas traduites par des variations notables d'activité.

D'autre part, on ne sait rien de ce que peut devenir la substance active dans le tube digestif.

LE MÉTABOLISME DE L'EAU ET LA MÉTAMORPHOSE DES ANIMAUX

par le professeur H. Wurmbach

I. — INTRODUCTION

Sous l'influence de Haeckel et de sa loi biogénétique, on considère les stades larvaires comme une récapitulation phylogénétique. Le développement des Batraciens, par exemple, montre que leurs ancêtres vivaient encore dans l'eau, comme les Poissons; le développement des Ascidiens montre qu'ils dérivent d'ancêtres possédant une chorde dorsale. La grande ressemblance des larves des Echinodermes avec celles des Entéropneustes permet de constater que ces deux groupes sont proches parents et que les ancêtres des Echinodermes possédaient une symétrie bilatérale. La trocophore des Annelides permet de conclure que les Annelides, Mollusques Sipunculoïdes et peut-être les Rotifères ont aussi des ancêtres communs.

Les larves des Insectes nous montrent encore sous un autre aspect l'importance du stade larvaire. Ces larves sont souvent vermiformes, mais elles sont munies d'organes spéciaux nommés cœnogénétiques, qui ne rappellent ni les organes des Insectes métamorphosés, ni ceux des Annelides. Les larves des Insectes ont pris un chemin phylogénétique spécial, différent de celui des Insectes adultes. Ainsi, ces larves sont seulement des stades spécialisés qui permettent l'absorption de la nourriture et la croissance, tandis que les Insectes adultes sont les stades de la propagation de l'espèce. Dans des cas extrêmes, comme chez les Bombycides ou les Ephemerides, les Insectes adultes ne prennent plus de nourriture. Le passage du stade digestif et de croissance au stade adulte s'effectue, chez les Insectes supérieurs, par un stade nymphe qui sert à la résorption des organes larvaires et à la formation des organes adultes.

II. — IMPORTANCE DE L'EAU POUR LA CROISSANCE DES LARVES

Comment se fait-il que l'eau puisse avoir une importance réelle dans la croissance des animaux ?

Prenons comme exemple les têtards de Batraciens. Leurs œufs sont pleins de vitellus et contiennent environ 58 p. 100 d'eau (fig. 1). Pendant la segmentation, la proportion d'eau croît un peu pour transformer le vitellus en cytoplasme. La croissance devient un peu plus rapide après la sortie du têtard de l'œuf. L'augmentation de l'eau correspond d'abord à la croissance de la larve en longueur (fig. 1). En particulier, le développement et la croissance de la chorde s'effectuent par accumulation d'eau dans les cellules de la chorde. Puis, après la disparition des branchies externes, la proportion d'eau décroît un peu après avoir atteint environ 96 p. 100. Cependant, en valeur absolue, la quantité d'eau continue à augmenter jusqu'au commencement de la métamorphose (fig. 2). Peu à peu, le poids sec croît aussi (fig. 1), mais c'est essentiellement à cette augmentation de la masse d'eau que correspond la croissance des têtards. DAVENPORT, en 1897, observa le premier ce phénomène et, après lui, SCHAPER, en 1902.

Pendant la métamorphose elle-même, la teneur en eau décroît jusqu'à environ 87 p. 100 et, en même temps, le volume, le poids, l'épaisseur et la longueur (fig. 1) du têtard diminuent aussi; la queue et les branchies disparaissent; la tête et le dos eux-mêmes raccourcissent. Les caractères larvaires sont donc liés à la teneur en eau. *C'est pourquoi les jeunes Batraciens, au stade larvaire, doivent vivre dans l'eau pour atteindre rapidement une taille suffisante qui leur permettra de subvenir à leur nourriture et de recueillir les substances nécessaires pour atteindre le stade adulte.* Après la métamorphose, il y a encore une faible diminution du poids sec et une augmentation de la teneur en eau (89 p. 100) causée par l'impossibilité pour l'animal de manger pendant la métamorphose elle-même. Plus tard, le poids sec croît de 14 à 28 p. 100 chez les adultes; ce fait est dû à une augmentation, en valeur absolue, des substances emmagasinées.

Cette absorption d'eau, qui facilite et accélère la croissance, n'est d'ailleurs pas un cas unique. Chez les plantes, par

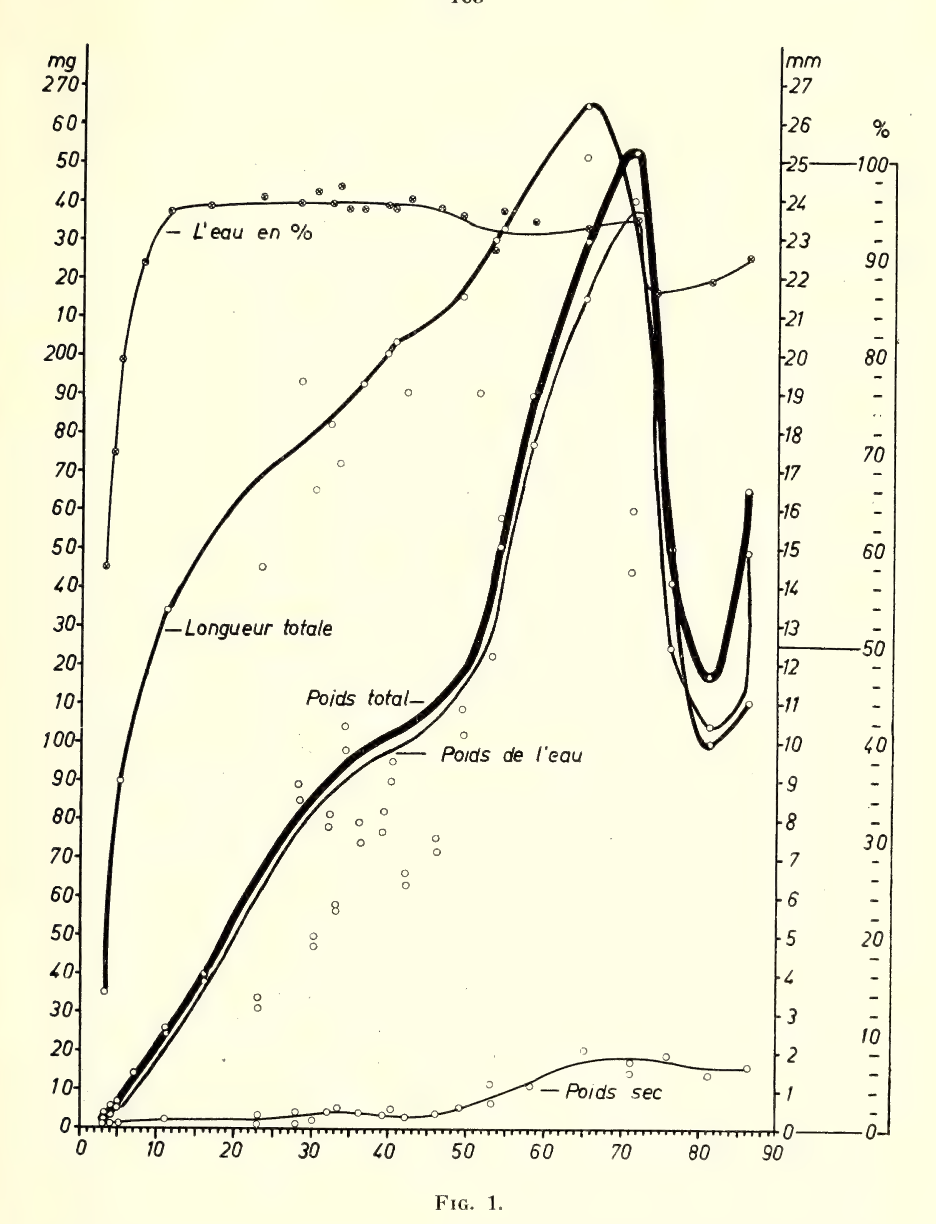


Fig. 1.

Bufo vulgaris, courbes de la longueur totale, du poids total, du poids absolu de l'eau, du poids sec absolu et de la teneur de l'eau pour cent chez les têtards jusqu'à la métamorphose. La courbe du poids frais est presque parallèle à celle du poids de l'eau; l'accroissement de la longueur totale suit au commencement l'augmentation rapide de la teneur en eau, et la diminution de l'eau dans la métamorphose entraîne celle du poids total et de la longueur. En abscisses : les jours.

exemple, nous voyons que la croissance des cellules ne s'effectue que grâce à l'eau contenue sous forme de gouttes par les cellules. L'absorption de l'eau par les cellules est réglée dans ce cas par l'acide β-indolylacétique. Chez les Méduses

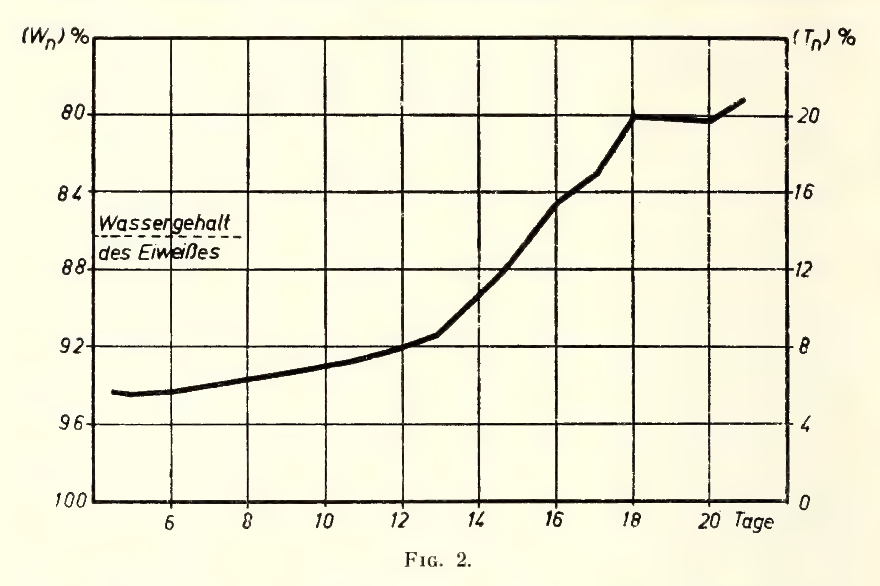


Fig. 2.

Poids sec (Tn) p. 100, et teneur en eau (Wn) p. 100, de l'embryon de la poule, exprimé p. 100 du poids total. La teneur en eau est très grande jusqu'au treizième jour, premier maximum de l'activité de la thyroïde, puis l'emmagasinement des substances de différenciation est augmenté jusqu'au dix-huitième jour de la métamorphose de la poule en un être respirant l'air. (D'après H. Haardick, 1941.)

et les Cténophores, la teneur en eau peut atteindre 99,8 p. 100. Chez le pilidium, la trocophore et chez les larves des Enteropneustes et des Echinodermes, c'est aussi l'eau qui provoque la croissance rapide. Les larves de Poissons, notamment celles des Anguilles et des Clupeides, croissent aussi à l'aide de l'eau.

Même les Vertébrés supérieurs, les Amniotes, se développent de cette manière, soit dans l'œuf chez les Sauropsidés, soit dans le corps de la mère chez les Mammifères. Ils naissent à un stade plus avancé que les têtards; mais, dans l'œuf, ils vivent dans l'eau de l'amnios et ont la possibilité d'augmenter la teneur en eau de leur corps jusqu'à ce qu'ils produisent les tissus différenciés du corps achevé. C'est le cas des Poules, par exemple, dès le douzième jour jusqu'au dix-huitième, où la métamorphose de la poule respirant de l'air est achevée (fig. 2).

III. — ROLE CONSTRUCTEUR DE L'EAU DANS LA CROISSANCE

De plus, la question se pose de savoir si l'eau ne produit qu'un développement en imprégnant les tissus ou si elle joue un rôle morphogène dans le corps. C'est pourquoi il faut énoncer de façon précise les différentes manières dont le corps peut amasser l'eau :

1° Par apport aux protéines des cellules elles-mêmes, visible par le gonflement des cellules en croissance. On sait à peine comment cela se produit, mais, et en tout cas, les cellules en croissance et celles qui sont en train de se diviser sont gonflées d'eau, liée aux protéines. Les cellules étant dans un état semi-liquide, elles n'ont pas la possibilité d'exercer une pression dirigée, sauf en combinaison avec d'autres tissus.

2° En amassant l'eau en gouttes dans les vacuoles des cellules. Ce mode d'absorption est réalisé d'une façon idéale dans les cellules des plantes et dans la chorde dorsale. Dans les cellules des plantes, l'eau produit une pression hydrostatique, un gonflement en remplissant l'intérieur des murs de cellulose. Par conséquent, les pressions hydrostatiques de chaque cellule s'additionnant, il en résulte une pression hydrostatique dirigée dans une certaine direction déterminante. Cette pression est réglée par l'action de l'acide β-indolylacétique. Dans la chorde, qui effectue une pression appliquée le long du dos, les cellules gonflées induisent aussi l'extension des organes axiaux des Vertébrés. Le même processus se retrouve dans les cellules cartilagineuses des têtards.

3° Par accumulation d'eau dans des cavités du corps, par exemple dans le cœlome ou dans les vaisseaux sanguins, lymphatiques et autres. Cette méthode a surtout été étudiée par Blechshmidt. Elle n'amène pas de croissance réglée si les cavités ne sont pas entourées de tissus conjonctifs de consistance différente. La régulation de la pression est assurée par les tissus épithéliaux entourant la cavité que Blechschmidt a nommés diathèles.

4° Par accumulation d'eau dans des substances intercellulaires des tissus gélatineux. Cette méthode prédomine chez les Méduses, chez les larves marines, chez les têtards (fig. 3) et les embryons de Vertébrés, et c'est celle que mes élèves et moi-même avons le plus étudiée.



Fig. 3.

Coupe transversale d'un têtard normal de *Bufo vulgaris,* région des gonades, avec un gonflement fort du tissu gélatineux de la peau et avec une grande teneur en eau du cœlome.

Toute la peau, les nageoires et les branchies des têtards sont constituées de tissus gélatineux; c'est une matière qui contient peu de cellules, mais beaucoup de substances intercellulaires et qui est composée d'une mucoïde gélatineuse de polysaccharides aminés, surtout d'acide hyaluronique, avec peu de fibrilles ou de fibres collagènes (fig. 3). De la sorte, l'eau est fixée à un endroit déterminé et ne peut pas changer de place. Plus il y a d'eau, plus les fibres des tissus conjonctifs et les membranes basales des épithéliums environnants sont

tendues et plus la pression hydrostatique augmente. Celle-ci et la rigidité des tissus gélatineux sont donc le résultat d'une absorption d'eau. La pression hydrostatique ne pourra se développer que si la masse croissante d'eau est fixée et ne peut s'évader librement (fig. 4 et 5). Les tissus qui empêchent cette évasion sont les réseaux argentophiles, les fibres conjonctives et les membranes basales (fig. 6). Ceux-ci se forment et se

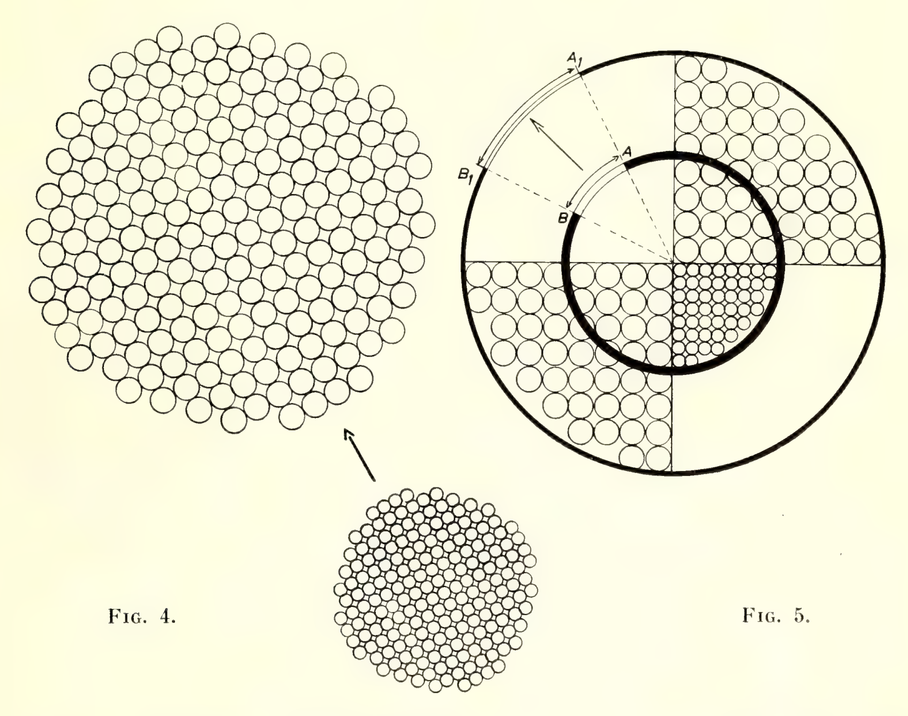


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 4. — Schéma de l'agrandissement de gouttes qui ne sont pas fixées par des tissus reliant les gouttes singles ni enfermées en globe par une membrane ou des fibres périphériques. Il n'en résulte ni pression hydrostatique, ni tension périphérique. Croissance isodiamétrique.

Fig. 5. — Schéma de l'agrandissement des gouttes d'un globe, entouré par une membrane (noire) ou par des fibres circulaires. Il y résulte une pression hydrostatique dans le globe, correspondant à la tension de la membrane périphérique qui est effectuée par l'extension élastique de AB à A_1B_1. Dans le cartilage, chaque single goutte est entourée d'une membrane effectuant une telle pression et celles-ci sont sommées par des membranes communes.

reconstituent eux-mêmes suivant la tension que leur communiquent les gouttes d'eau voisines. Ainsi, en s'imprégnant d'eau, les mucopolysaccharides du corps se gonflent et exercent une pression hydrostatique jusqu'à une certaine limite

qui est atteinte lorsque les fibres conjonctives et les membranes ne peuvent plus se dilater.

Dans les bourgeons des extrémités où s'effectue la croissance, par exemple, on trouve d'abord un amas de cellules embryonnaires mésenchymateuses. Celles-ci augmentent leur volume propre et celui de la substance intercellulaire par excrétion d'eau, d'acide hyaluronique et de certaines substances argentophiles qui forment les réseaux entre les cellules (fig. 6). Cette masse produit une pression hydrostatique, dirigée par la membrane basale et par le réseau argentophile. Là où la pression est maxima, c'est-à-dire au centre de cette terminaison, et là où il n'y a pas de vaisseaux sanguins, les cellules commencent à produire un polysaccharide sulfuré plus rigide, le chondromucoïde, qui permet encore une augmentation de pression (fig. 6 et 7). C'est ainsi que se forme un centre

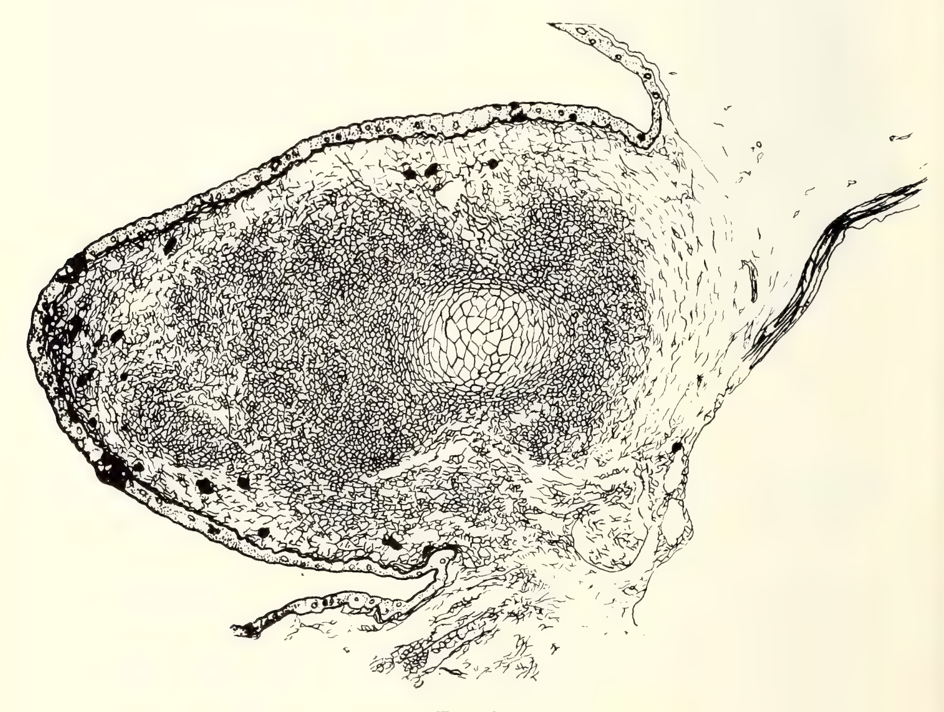


Fig. 6.

Coupe longitudinale de l'extrémité postérieure d'un têtard de *Bufo viridis*, imprégnée avec de l'argent, à la manière d'Oliveira, montrant le réseau argentophile au centre dilaté par le primordium du fémur, dense dans les primordes des épiphyses et des muscles, dissocié dans les régions profondes de la peau, contenant beaucoup d'acide hyaluronique.

plus rigide et plus volumineux qui cause à son tour l'extension de la terminaison. Le réseau argentophile entourant la partie médiale du corps s'étend en longueur et forme le périchondrium durable par dilatation. C'est pourquoi le corps cartilagineux peut seulement croître en longueur. Sa partie centrale subit une pression trop forte et dégénère en formant de plus

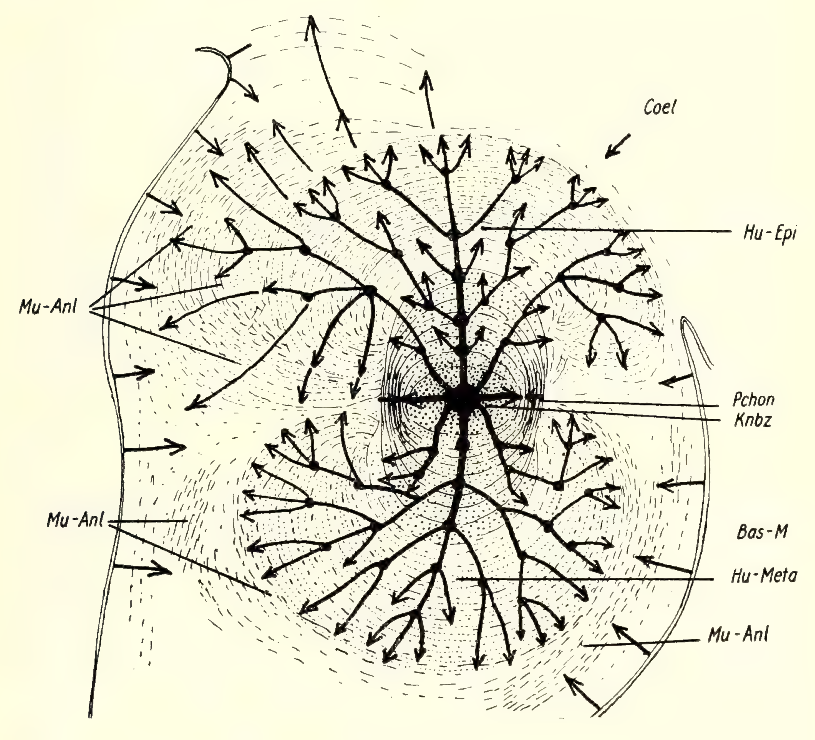


Fig. 7.

Bourgeon de l'extrémité du membre antérieur d'un têtard de *Bufo*. Les directions de la pression hydrostatique avec des lignes grasses noires, celles de tension des fibres avec des lignes faibles. — Bas-M : membrane basale; Cœl : cœlome; Hu-Meta : métaphyse de l'humérus; Hu-Epi : épiphyse de l'humérus; Knbz : centre de la croissance de la diaphyse de l'humérus cartilagineux; Mu-Anl : primordes des muscles; Pchon : périchondrium.

en plus de chondromucoïdes. Au terme de cette évolution, il est entouré de substance osseuse formée sur le cartilage immobile grâce aux vaisseaux entourant maintenant la partie centrale du cartilage. Les parties distales peuvent continuer à produire une pression hydrostatique et à croître.

Les primordes des muscles et des tissus conjonctifs péri-

phériques sont dilatés par le cartilage lorsqu'il croît et dans un milieu aérobie par l'influence des vaisseaux qui pénètrent dans l'écorce de la jambe. Ils amènent la formation des substances oxyphiles des muscles et des substances collagènes, et empêchent la possibilité des tissus de former des polysaccharides basophiles. Ainsi, la pression hydrostatique des substances gélatineuses qui contiennent des mucopolysaccharides et beaucoup d'eau aboutit à la formation des tissus différenciés des adultes. Les espaces intercellulaires du cartilage, saturés de mucopolysaccharides, sont résorbés quand ils ont perdu la capacité de produire une pression hydrostatique.

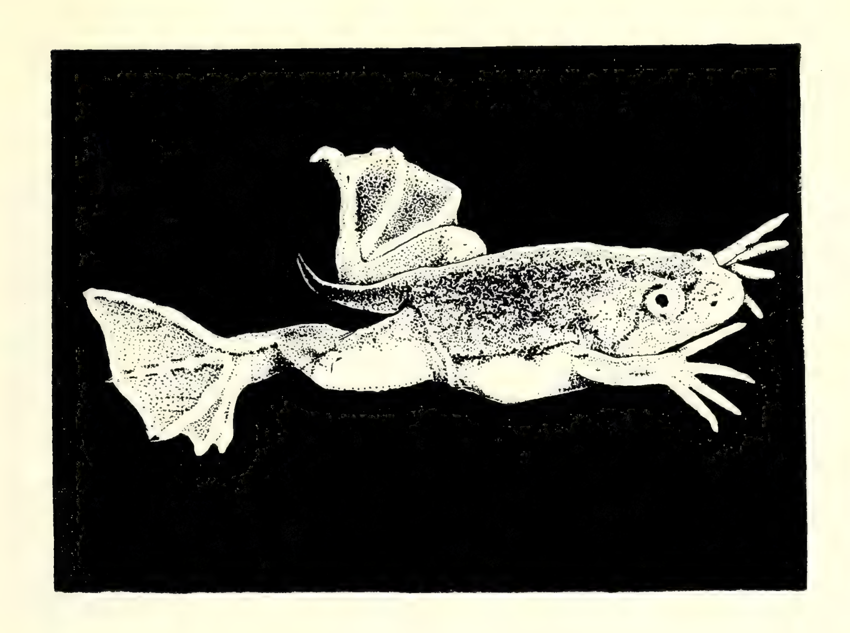
IV. — ROLE DES HORMONES SUR LA CROISSANCE ET LE MÉTABOLISME DE L'EAU

Nous avons vu que la croissance s'effectue surtout par la production de substances se gonflant d'eau. Mais qui cause la production des mucopolysaccharides et leur imprégnation d'eau ?

On sait depuis longtemps que l'hormone de croissance de l'hypophyse a une certaine importance, mais nous ne savons par quel processus cette hormone intervient. L'insuline a elle aussi quelque influence comme l'ont démontré les expériences de Landauer chez les embryons de poules et comme nous avons pu nous-même le confirmer. L'insuline donnée en temps utile provoque des malformations de la tête, des jambes, de la queue ou du dos, qu'on a décrites comme achondroplasie ou chondrodystrophie, comme micromélie, etc... C'est une malformation du cartilage, provoquée par une altération du métabolisme des sucres. On peut produire des malformations semblables par des sulfonamides et par l'acide borique et les éviter en donnant l'amide de l'acide nicotinique.

Chez les plantes, l'acide β-indolyacétique est responsable de l'accumulation de l'eau dans les cellules. Mais nous ne connaissons pas d'hormone semblable chez les animaux. La vitamine A peut augmenter la concentration d'eau dans le corps des têtards et amener un œdème des sacs lymphatiques chez les jeunes Crapauds (fig. 8).

Nous connaissons mieux les hormones de différenciation que les hormones de croissance. Elles produisent la fin de la croissance en diminuant l'accumulation de l'eau et favorisent la production des substances de différenciation. C'est



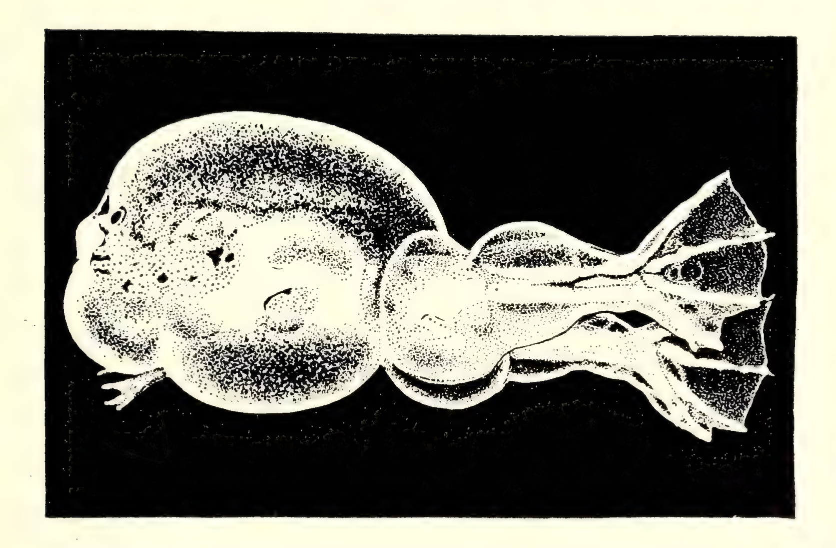


Fig. 8.

En bas, jeune crapaud de *Xenopus laevis* venant de se métamorphoser, traité avec des dosages trop forts de vitamine A, avec des sacs lymphatiques gonflés d'eau; en haut, témoin normal.

surtout l'hormone thyroïdienne qui provoque la métamorphose. Appliquée localement, elle entraîne la perte de l'eau dans le tissu gélatineux des nageoires (fig. 9 et 10) (KUHN). Dans le développement naturel, l'hormone de la thyroïde

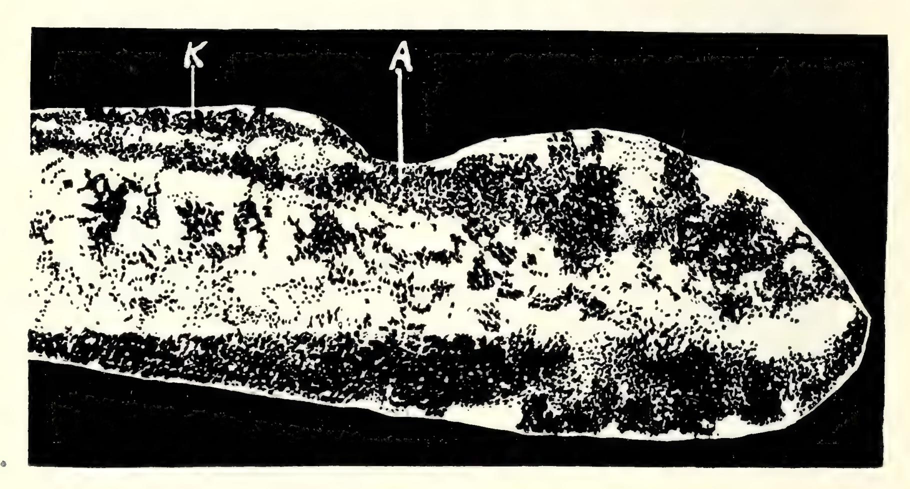


FIG. 9.

Dégonflement local de la nageoire d'une larve de salamandre au-dessus d'un implant d'agar imbibé avec de la thyroxine. (D'après KUHN.)

chasse aussi l'eau et dégonfle les tissus gélatineux (fig. 11) de la même façon que le traitement clinique du myxœdème. Ce dégonflement aboutit à la transformation des têtards aux formes gonflées en Crapauds aux formes angulaires. La pression hydrostatique des substances mucoïdes étant moindre, les muscles qui ne sont plus tendus dégénèrent et sont remplacés par de nouveaux muscles. Le cartilage de la tête et des os longs, ne subissant plus une pression suffisante, est résorbé dans les diaphyses. Le cartilage des épiphyses forme des cellules plus petites et avec peu de substances intercellulaires, contenant plus de collagène et moins de mucoïdes et d'eau (fig. 12). Mais l'hormone de la thyroïde a aussi un effet progressif. Le nombre de cellules augmente du fait de l'accélération des processus métaboliques; c'est surtout la formation des substances et tissus de différenciation qui est accélérée, comme celle du tissu collagène, de la substance osseuse et des fibres musculaires, de la kératine et d'autres substances oxyphiles. Les vaisseaux sanguins se remplissent

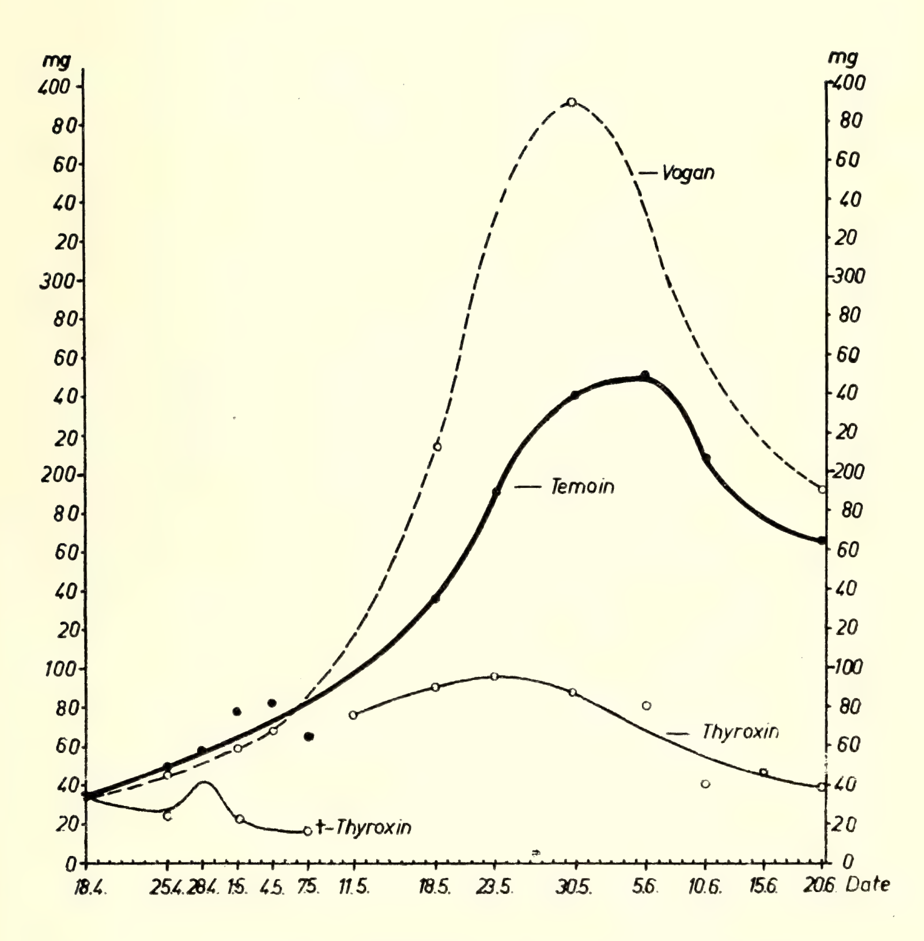


FIG. 10.

Bufo vulgaris, têtards traités avec de la thyroxine et avec de la vitamine A (Vogan). La thyroxine amène une diminution du poids absolu, due à la diminution de l'eau et à l'augmentation du métabolisme (voir fig. 9 et 11), la vitamine A effectue une grande augmentation du poids en activant la susception de l'eau (voir fig. 8).

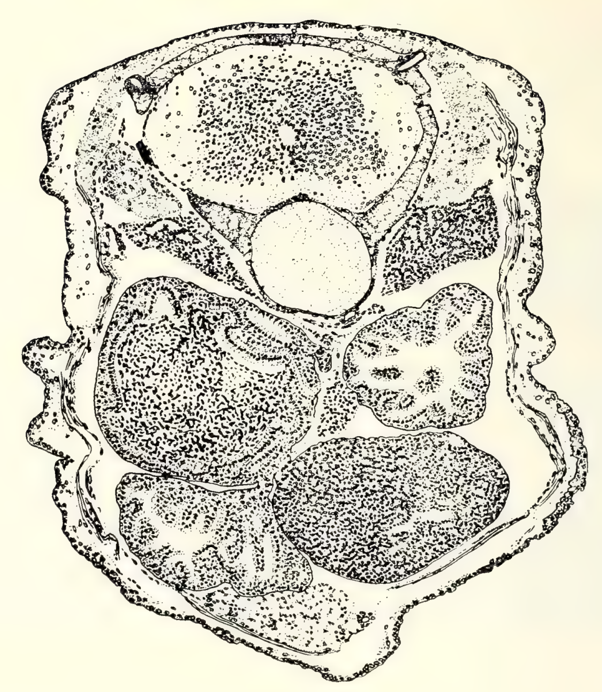


Fig. 11.

Bufo vulgaris, têtard traité avec de la thyroxine pendant vingt-trois jours : coupe transversale de la région du ventre, montrant la diminution de l'eau dans les tissus sous-cutanés de la peau, l'agrandissement relatif de la moelle nerveuse, la différenciation des muscles et des intestins.

et apportent encore plus d'oxygène. Tous les processus aérobies sont accélérés.

Chez les têtards traités avec de la thyroxine, on peut observer le rétrécissement du cartilage des diaphyses des os longs, causé par la perte d'eau et la diminution des épiphyses. Chez quelques Crapauds jeunes, après un traitement avec la thyroxine, même les yeux se ratatinent par la perte d'eau du corps vitreux et le cerveau est dérangé lui aussi par perte d'eau au niveau des ventricules (fig. 13).

Les hormones stéroïdes ont aussi une influence sur le métabolisme de l'eau, seules ou en combinaison avec la thyroxine. Chez des têtards encore petits, on peut observer après le traitement avec des hormones stéroïdes, par exemple avec la désoxycorticostérone, que le corps prend la forme d'une petite



FIG. 12.

Bufo vulgaris, métamorphosé après traitement pendant vingt-trois jours, avec de la thyroxine et vitamine D, extrémité postérieure. La partie au centre de la diaphyse du fémur encore avec de grandes cellules cartilagineuses, les parties distales et les épiphyses diminuées en grandeur à cause de la force jaillissante de la thyroxine : ainsi la croissance du fémur étant terminée prématurément, formation précoce de la substance osseuse de la diaphyse.

cuiller. Cette forme est due à la perte de la pression hydrostatique de la chorde et des tissus hyalins du corps. On peut voir qu'au lieu de l'acide hyaluronidique invisible, les mucoïdes sont devenus métachromatiques et que les tissus sont ratatinés. Les muscles ne sont plus tendus et tous les organes du corps se dissolvent. Le corps vitré des yeux disparaît, parce qu'il lui manque de l'acide hyaluronidique (fig. 14). Les neurites des cellules ganglionnaires ne peuvent souvent pas s'accroître et le canal médullaire et les ventricules ne sont pas remplis de liquide et disparaissent. Cette diminution de l'eau après un traitement avec des hormones stéroïdes est surtout la conséquence nécessaire de la dispa-

rition de l'acide hyaluronidique. Même le couvercle des branchies disparaît et les extrémités antérieures deviennent visibles.

Si l'on traite des têtards plus avancés avec des doses faibles de désoxycorticostérone, on aperçoit une accélération de la

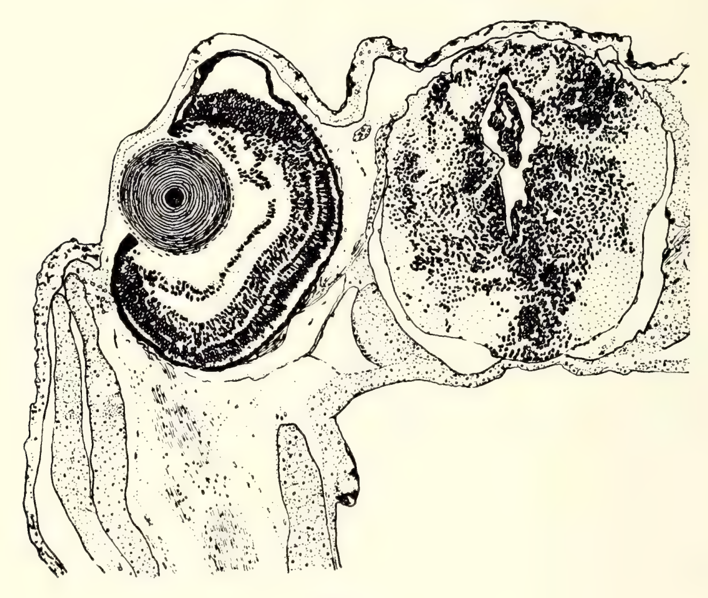


Fig. 13.

Bufo vulgaris, coupe transversale de la tête d'un têtard traité pendant quinze jours avec de la thyroxine. Par l'enlèvement soudain de l'eau, la peau et le corps vitreux de l'œil se sont ratatinés et les zones ganglionnaires du cerveau et de la rétina se sont dégagées.

croissance et un accroissement relatif du poids sec (fig. 15). La métamorphose est accélérée aussi, et cette accélération est augmentée encore par des doses moindres de thyroxine. La similitude des courbes graphiques prouve que les deux hormones sont des hormones de différenciation ainsi que la désoxycorticostérone. C'est pourquoi l'on peut supposer que les hormones stéroïdes jouent aussi un rôle dans la métamorphose naturelle.

La diminution de l'eau, en ce cas, cause une malformation des extrémités qui deviennent trop courtes et souvent déformées (fig. 16). Les os longs se sont contractés jusqu'à ce que les épiphyses se touchent et soient réunies souvent en

un tout. C'est parce que le cartilage a perdu de la pression hydrostatique dans l'os long. Dans ce cas, les muscles qui ne sont plus tendus, disparaissent ou deviennent faibles.

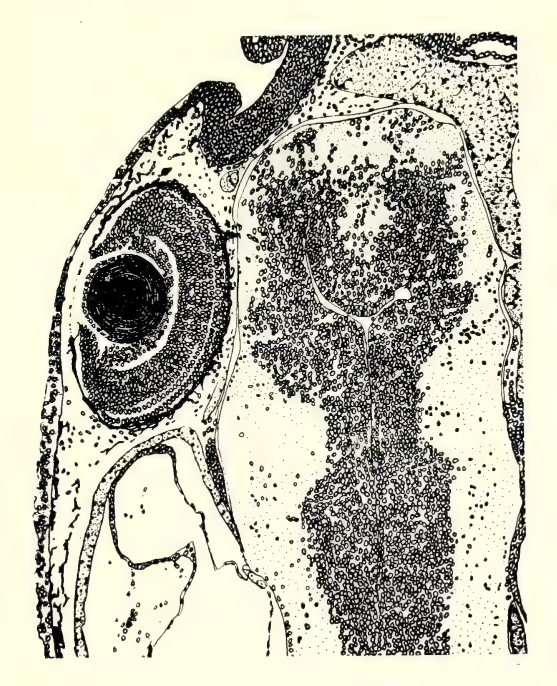


Fig. 14.

Bufo vulgaris, coupe transversale de la tête d'un jeune têtard âgé de douze jours, traité pendant sept jours avec de la désoxycorticostérone + thyroxine. Le corps vitré des yeux et les ventricules du cerveau ont disparu; le tissu gélatineux de la peau est dégonflé, dépourvu d'eau.

Je n'ai pas l'intention de traiter le problème de la néoténie naturelle et expérimentale qui sera développé par M. Delsol. Sans l'action de la thyroïde et la diminution de l'eau, une différenciation des organes adultes n'est pas possible, surtout chez les têtards des Anoures qui continuent de croître, mais ne peuvent pas former de conduits génitaux. Mais la thyroïde a aussi une influence d'accélération directe sur les gonades, comme nous avons pu le constater (Mertens-Neuling, non publiée). C'est seulement un dosage trop fort qui réduit la taille des gonades, parce que, dans ce cas, le métabolisme est

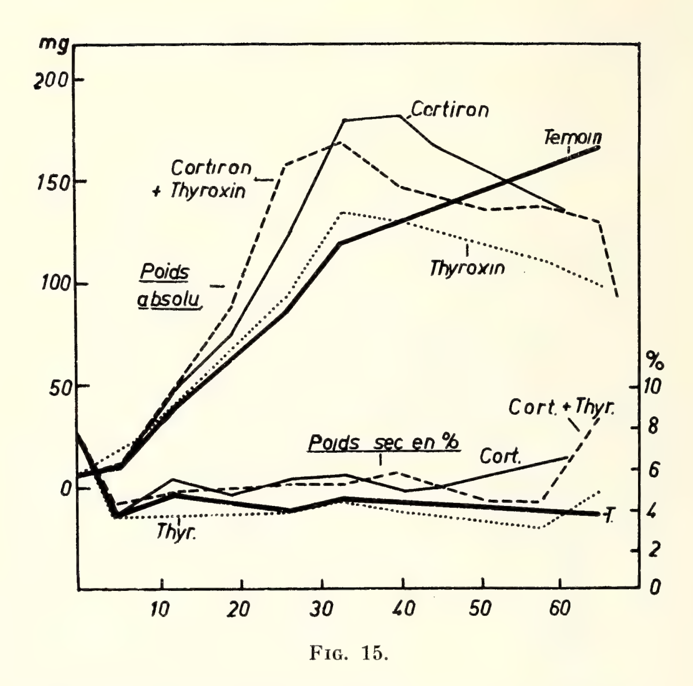


Fig. 15.

Têtard de *Bufo viridis* traité avec des doses faibles de désoxycorticostérone (= Cortiron), thyroxine (= Thyroxin) et désoxycorticostérone + thyroxine (Cortiron + Thyroxine). Courbes des poids absolus et des poids secs pour cent. Les hormones de différenciation amènent d'abord une croissance accélérée, puis la fin précoce de la croissance et le début accéléré de la métamorphose. En abscisses : les jours.

trop poussé, et c'est l'inanition et le manque de nourriture qui amènent non seulement la diminution des gonades, mais aussi l'augmentation de la teneur relative d'eau. Nous constatons ici un effet paradoxal du traitement avec la thyroxine, mais on sait bien qu'assez souvent la même substance montre des effets contraires quand on applique des dosages différents.

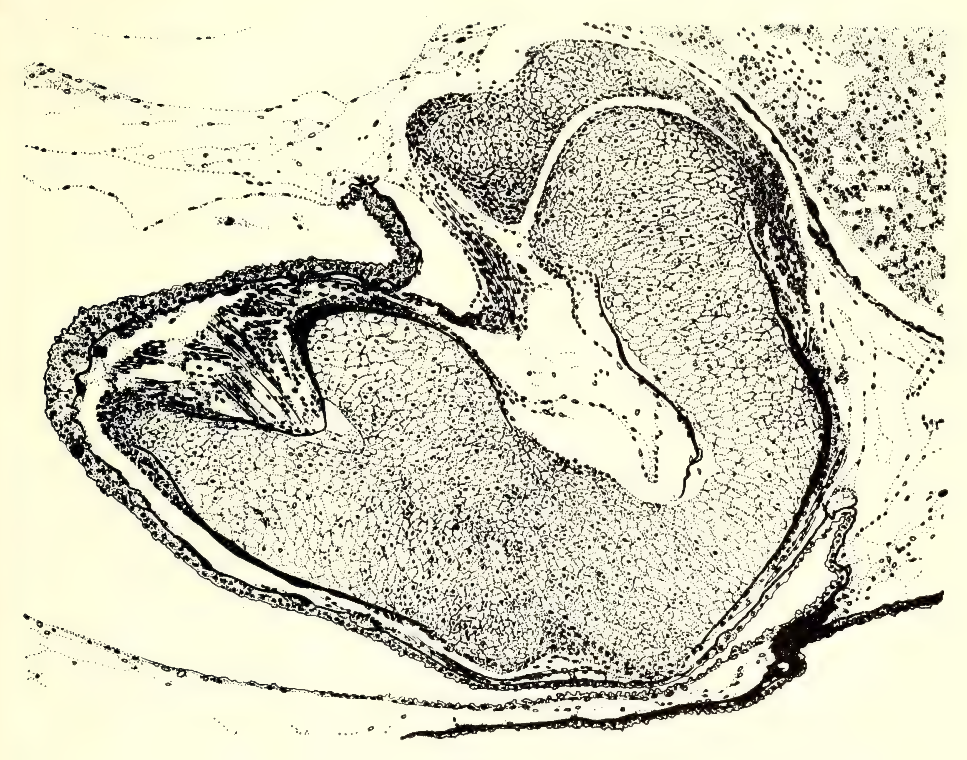


Fig. 16.

Bufo viridis, têtard âgé soixante-dix-sept jours, traité pendant soixante-sept jours avec désoxycorticostérone + thyroxine; diminution du volume des cellules cartilagineuses de l'humérus, causée par la perte d'eau. La diminution de la pression hydrostatique a amené une flexion de l'humérus et la concrescence de l'humérus avec l'ulna et le radius. Les muscles, pas tendus, sont devenus faibles et ont à peu près disparu. La substance osseuse est forte sur le côté convexe tendu, faible sur le côté concave de l'humérus.

V. — RÉSUMÉ

Nous avons vu que l'eau, non seulement chez les larves, mais aussi chez les embryons des amniotes, chez les plantes, et pour chaque cellule, joue le rôle le plus important dans la croissance. Elle fournit un substrat pour l'accumulation des protéines. L'eau permet l'agrandissement, mais elle façonne aussi le corps en produisant une pression hydrostatique, limitée par les tissus qui l'enveloppent et qui orientent la croissance dans certaines directions. Ce sont surtout les

mucopolysaccharides qui rendent possible cette utilisation de l'eau.

Telles sont les observations que je voulais présenter au sujet de la croissance. Elles sont bien incomplètes, mais je suis certain qu'elles seront poursuivies car elles ont une importance immense pour la guérison des malformations enfantines. Elles nous renseigneront aussi sur l'effet des substances chimiques produites par les chromosomes qui déterminent la taille du corps et la forme des tissus.

(Université de Bonn, Allemagne.)

BIBLIOGRAPHIE

BLECHSCHMIDT (E.). — Mechanische Genwirkungen, Göttingen, 1948.

DAVENPORT (C. B.). — The role of water in growth. *Proc. Boston, Soc. Nat. History*, vol. 28, 1897.

DELSOL (M.). — Action du thiouracile sur les larves des Batraciens. Néoténie expérimentale. Rôle de l'hypophyse dans ce phénomène. *Arch. de Biol.*, vol. 63, 1952. Résumé in *Ann. Biol.*, **28,** 1952.

DELSOL (M.). — Un mécanisme riche en suggestion : la néoténie chez les Batraciens. *Rev. gén. Sc.*, vol. 61, 1954.

HAARDICK (H.). — Wachstumsstufen in der Embryonalentwicklung des Hühnchens. *Biol. gen. (Wien.)*, vol. 15, **30,** 1941.

HAARDICK (H.). — Die Gestaltung der Körperproportionen durch begrenztes Wachstum der Skeletelemente. X. Mitt. zu : « Steuerung von Wachstum und Formbildung durch Wirkstoffe ». *Acta Anat.*, suppl. 26 = 1 ad vol. 27, 1956.

HUZELLA (Th.). — Die zwischenzellige Organisation auf der Grundlage der Interzellulartheorie und der Interzellularpathologie. Jena, 1941.

KUHN (O.). — Hormone als formbildende Kräfte. *Ber. d. Ver. d. Fr. u. Förd. d. Univ. Köln.*, 1939.

LANDAUER (W.). — Insulin-induced abnormalities of beak, extremities and eyes in chickens. *J. of Exp. Zoology, vol.* 105, **145,** 1947.

LANDAUER (W.). — Hereditary abnormalities and their chemically induced phenocopies. *Growth*, vol. 12, 1948.

SCHAPER (A.). — Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. *Roux' Arch.*, vol. 14, 1902.

WURMBACH (H.). — Das Wachstum des Selachierwirbels und seiner Gewebe. *Zool. Jb., Abt. f. Anat.*, vol. 55, 1932.

WURMBACH (H.). — Histologische Untersuchungen über die Wirkung der mechanischen Verhältnisse bei der Knochenbruchheilung von Eidechsen. *Zool. Jb., Abt. f. allg. Zool. u. Phys.*, vol. 59, 1938.

WURMBACH (H.). — Untersuchungen über die Rolle des Wassers beim Wachstum und der Metamorphose der Amphibienlarven. *Verh. d. Dtsch. Zoologen in Marburg*, 1950, S. 59.

WURMBACH (H.). — Steuerung von Wachstum und Formbildung durch Wirkstoffe. I. Einführung in eine Versuchsreihe. *Roux' Arch.*, vol. 145, **693,** 1952.

WURMBACH (H.) & HAARDICK (H.). — Steuerung von Wachstum und Formbildung durch Wirkstoffe. III. Die Wirkung von Cortiron (Desoxy-Corticosteronazetat) im Kaulquappenversuch. *Roux' Arch.*, vol. 146, **96,** 1952.

WURMBACH (H.). — Die Beeinflussung der Stemmkörperwirkung des wachsenden Extremitätenknorpels durch Wirkstoffe (Vitamin E, Desoxycorticosteron und Thyroxin). *Verh. d. Anat. Ges.*, vol. 51, Vers., Jena, 1953.

WURMBACH (H.). — Steuerung von Wachstum und Formbildung durch Wirkstoffe. IV. Die Wirkung von Thymusfraktionen auf das Wachstum von Kaulquappen. *Roux' Arch.*, vol. 147, **79,** 1954.

WURMBACH (H.). — Untersuchungen zur Dynamik des Extremitätenwachstums. V. Mitt. zu : *Steuerung von Wachstum und Formbildung durch Wirkstoffe,* vol. 73, **520,** 1954.

WURMBACH (H.). — Steuerung von Wachstum und Formbildung. VIII. Übersicht der bisherigen Ergebnisse aus dem Zoologischen Institut der Univ. Bonn. In : *Forschungsberichte des Wirtschafts- und Verkehrsministeriums Nordrhein-Westfalen.* Nr. 144, 1955.

WURMBACH (H.). — Die Wirkung von steroiden Hormonen und Ultraviolettbestrahlung aud Bindegewebe, Glaskörper und Epidermis. IX. Mitt. zu : Steuerung von Wachstum und Formbildung durch Wirkstoffe. *Roux' Arch.*, vol. 148, **37,** 1955.

TABLE DES MATIÈRES

I. — AMPHIBIENS (Métamorphoses des)

II. — INSECTES

III. — AUTRES MÉTAMORPHOSES ET PROBLÈMES GÉNÉRAUX

Pages

(Dépôt légal effectué en 1959, 1er trimestre.)

Bordeaux. — Impr. E. Drouillard, 3, place de la Victoire.

POUR LA

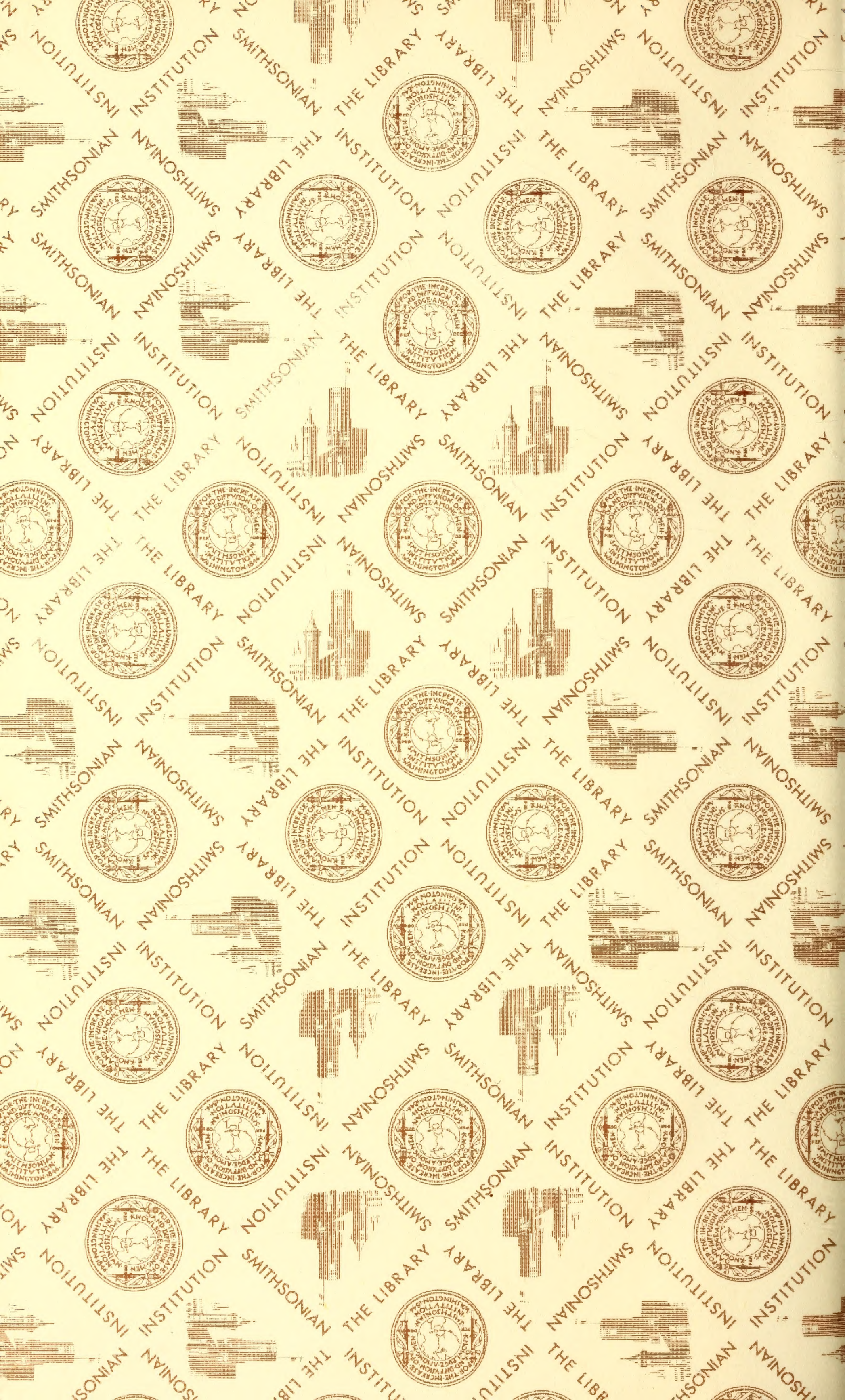
VENTE DES VOLUMES

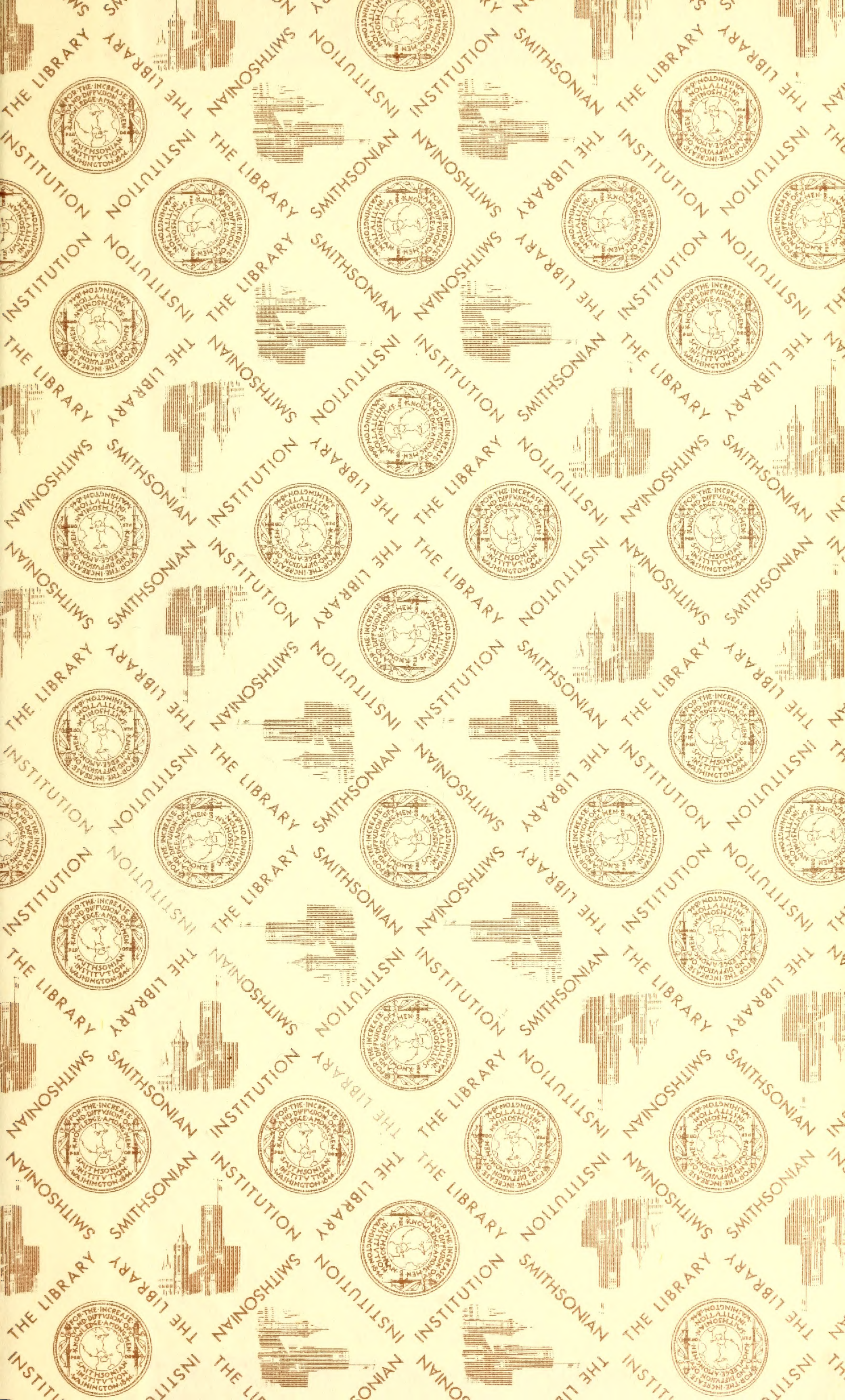
S'adresser :

HOTEL DES SOCIÉTÉS SAVANTES

Rue du Loup, 71

BORDEAUX


SMITHSONIAN INSTITUTION
THE LIBRARY
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON 1846


THE LIBRARY
SMITHSONIAN INSTITUTION
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON 1846